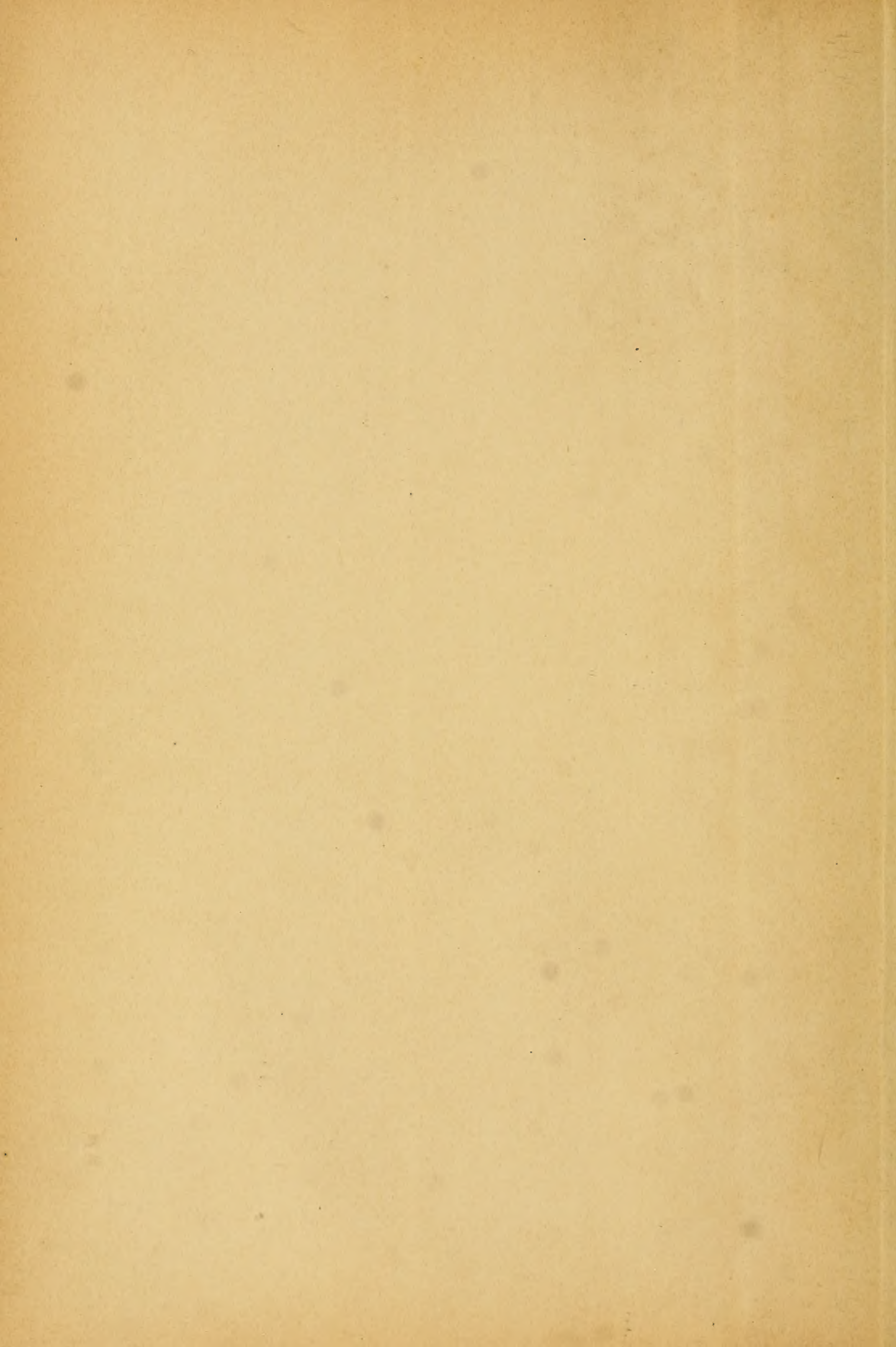

West Virginia University Libraries
3 0802 102292079 9





HANDBUCH

DER

GESAMTEN AUGENHEILKUNDE

ZWEITE, NEUBEARBEITETE AUFLAGE

ZWEITER BAND

ERSTE ABTEILUNG

1.

GRAEFE-SAEMISCH
HANDBUCH
DER
GESAMTEN AUGENHEILKUNDE

UNTER MITWIRKUNG

VON

PROF. TH. AXENFELD IN FREIBURG IN B., PROF. ST. BERNHEIMER IN INNSBRUCK, PROF. A. BIELSCHOWSKY IN LEIPZIG, PROF. A. BIRCH-HIRSCHFELD IN LEIPZIG, PROF. O. EVERSBUSCH IN MÜNCHEN, DR. A. FICK IN ZÜRICH, PROF. DR. S. GARTEN IN GIESSEN, † PROF. ALFRED GRAEFE IN WEIMAR, PROF. R. GREEFF IN BERLIN, PROF. A. GROENOUW IN BRESLAU, DR. E. HEDDAEUS IN ESSEN, PROF. E. HERING IN LEIPZIG, PROF. E. HERTEL IN JENA, PROF. C. HESS IN WÜRZBURG, PROF. E. VON HIPPEL IN HEIDELBERG, PROF. J. HIRSCHBERG IN BERLIN, PROF. E. KALLIUS IN GREIFSWALD, DR. MED. ET PHILOS. A. KRAEMER IN SAN DIEGO, PROF. E. KRÜCKMANN IN KÖNIGSBERG, DR. EDMUND LANDOLT IN PARIS, PROF. TH. LEBER IN HEIDELBERG, PROF. F. MERKEL IN GÖTTINGEN, PROF. J. VON MICHEL IN BERLIN, PROF. M. NUSSBAUM IN BONN, DR. E. H. OPPENHEIMER IN BERLIN, DR. A. PÜTTER IN GÖTTINGEN, PROF. TH. SAEMISCH IN BONN, PROF. H. SATTLER IN LEIPZIG, PROF. O. SCHIRMER IN STRASSBURG, PROF. G. SCHLEICH IN TÜBINGEN, PROF. H. SCHMIDT-RIMPLER IN HALLE A/S., PROF. OSCAR SCHULTZE IN WÜRZBURG, DR. R. SEEFELDER IN LEIPZIG, † PROF. H. SNELLEN IN UTRECHT, PROF. H. SNELLEN JR. IN UTRECHT, PROF. W. UHTHOFF IN BRESLAU, PROF. HANS VIRCHOW IN BERLIN, PROF. A. WAGENMANN IN JENA, DR. M. WOLFRUM IN LEIPZIG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. THEODOR SAEMISCH IN BONN

ZWEITE, NEUBEARBEITETE AUFLAGE

ZWEITER BAND
ERSTE ABTEILUNG

M. Nussbaum, ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES MENSCHLICHEN AUGES
MIT 54 FIGUREN IM TEXT

E. v. Hippel, DIE MISSBILDUNGEN UND ANGEBORENEN FEHLER DES AUGES
MIT 34 ZUM TEIL FARBIGEN FIGUREN IM TEXT UND AUF 4 TAFELN

A. Pütter, ORGANOLOGIE DES AUGES
MIT 212 FIGUREN IM TEXT UND 25 AUF 10 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908

Inhalt

der ersten Abteilung des zweiten Bandes.

Kapitel VIII.

Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges.

Von **M. Nussbaum.**

Mit 51 Figuren im Text.

Seite

Einleitung (§ 1) 1

Erste Entstehung des lichtempfindenden Apparates (§ 2) 4

Die primäre Augenblase (§ 3) 7

Die sekundäre Augenblase (§ 4) 8

Die Entwicklung des inneren Blattes der sekundären Augenblase zu den inneren Schichten der Retina (§ 5) 12

Die Entwicklung des äußeren Blattes der sekundären Augenblase zur Pigmentschicht der Retina (§ 6) 15

Die Fovea centralis (§ 7) 17

Lageverschiebungen der Augenblasen (§ 8) 17

Die Entwicklung der Nervenfasern im N. opticus (§ 9) 18

Die Linse (§ 10) 21

Die Regeneration der Linse (§ 11) 34

Die Iris (§ 12) (Entstehung des M. sphincter pupillae aus der Augenblase) . 35

Die Membrana pupillaris (§ 13) 39

Die Ciliarfortsätze (§ 14) 40

Die Zonula Zinii (§ 15) 41

Die Beteiligung des Mesoderms am Aufbau des Auges; die Entstehung von Cornea, Sclera, bindegewebigem Theil der Iris und Chorioidea, sowie der vorderen und hinteren Augenkammer und des Glaskörpers durch Differenzirung und Spaltung einer einheitlichen Anlage (§ 16) 41

Das Mesoderm bis zum Schlusse des Augenspaltes (§ 17) 43

Die Entwicklung des Glaskörpers (§ 18) 44

Die Cornea (§ 19) 46

Die Sklera, Chorioides und Tenon'sche Kapsel (§ 20) 50

Die Augenlider (§ 21) 51

Cilien und Meibom'sche Drüsen (§ 22) 53

Die Thränendrüse (§ 23) 55

Der Thränennasengang und die Thränenröhrchen (§ 24) 58

Seite
Die Nerven der Augenhöhle und das Ganglion ciliare (§ 25) 58
Die Augenmuskeln (§ 26) Kopfsomiten; Wanderung und Spaltung der Muskelanlagen; Wanderung und Spaltung der primären Muskeln 62
Die Entwicklung der Gefäße des Auges (§ 27) 69
Die Entstehung der Augenhöhle (§ 28) 73
Masstabelle menschlicher Embryonen, das Augenwachstum betreffend (§ 29) . 74
Litteraturverzeichnis 75

Kapitel IX.

Die Missbildungen und angeborenen Fehler des Auges.

Von **Eugen v. Hippel.**

Mit 34 zum Teil farbigen Figuren im Text und auf 4 Tafeln.

Seite
I. Einleitung 1
Allgemeine Ätiologie (§ 1) 1
II. Missbildungen einzelner Teile des Auges 8
Coloboma oculi (§ 2) 8
Colobom der Iris. Iridoschisma (GESCHEIDT) (§ 3) 8
Polycorie (§ 4) 13
Colobom der Chorioidea und Retina (§ 5) 13
Colobom des Corpus ciliare (§ 6) 22
Colobom der Macula (§ 7). 24
Colobome am Sehnerveneintritt (§ 8) 27
Colobom des Glaskörpers (§ 9). 32
Colobom der Linse (§ 10) 32
Colobom der Zonula (§ 11) 35
Die Entstehung der Colobome (§ 12). 35
Angeborener Irismangel (Irideremia, Aniridia congenita) (§ 13) 52
Membrana pupillaris perseverans (§ 14) 58
Corektopie (§ 15) 63
Angeborene Veränderungen des Pupillarrandes (§ 16). 67
Arteria hyaloidea persistens, Canalis Cloqueti (§ 17) 68
Glaskörpergefäße und Glaskörperstränge (§ 18) 72
Missbildungen der Retina und des N. opticus (§ 19) 73
Angeborene Anomalien der Bindehaut (§ 20) 75
Angeborene Anomalien der Linse (§ 21) 75
III. Missbildungen, welche den ganzen Bulbus betreffen 75
Mikrophthalmus congenitus (§ 22) 75
Anophthalmus (§ 23) 83
Anophthalmus und Mikrophthalmus mit Orbitopalpebralcysten (§ 24). . 87
Meningo-Encephalocele des Augapfels (§ 25) 93
Cyclopie (§ 26) 93
Angeborene Hornhauttrübungen, Leucome, Staphylome (§ 27) 99
Megalocornea, Megalophthalmus, Hydrophthalmus = Buphthalmus, Keratoglobus (§ 28) 102

Seite
IV. Missbildungen der Lider . . . 103
Colobom der Lider (§ 29) . . . 103
Kryptophthalmus (§ 30) . . . 108
Symblepharon, Ankyloblepharon (§ 31) . . . 112
Mikroblepharie, Entropium, Ectropium, Ptosis (§ 32) . . . 113
Angeborene Distichiasis (§ 33) . . . 114
Epicanthus (§ 34) . . . 114
V. Dermoide und Teratome des Bulbus und der Orbita (§ 35) . . . 117
Meningocelen und Encephalocelen der Orbita (§ 36) . . . 119
VI. Angeborene Anomalien der Thränenorgane (§ 37) . . . 120
VII. Angeborene Farbenanomalien des Auges . . . 122
Albinismus (§ 38) . . . 122
Melanosis oculi (§ 39) . . . 124
Heterochromie (§ 40) . . . 125
Litteraturverzeichnis . . . 126

Kapitel X.

Organologie des Auges.

Von **A. Pütter.**

Mit 212 Figuren im Text und 25 auf 10 Tafeln.

Seite
Einleitung . . . 1
Begriff der Organologie (§ 1) . . . 1
Aufgabe der Organologie (§ 2) . . . 2
Methoden der Organologie (§ 3) . . . 4
Litteratur der Organologie (§ 4) . . . 5
Verteilung des Stoffes . . . 6
A. Allgemeiner Teil . . . 6
1. Licht und Lichtwirkungen . . . 6
Der Begriff des Lichtes (§ 5) . . . 6
Photochemische Lichtwirkungen (§ 6) . . . 7
Physiologische Lichtwirkungen (§ 7) . . . 8
Das Licht in der Natur (§ 8) . . . 10
2. Lichtreizbarkeit und Lichtsinn . . . 17
Die Lichtreizbarkeit der lebendigen Substanz (§ 9) . . . 17
Lichtreizbarkeit und Lichtsinn (§§ 10—11) . . . 19
3. Gesichtssinn und optischer Raumsinn (§ 12) . . . 22
Der Gesichtssinn . . . 23
Verhältnis von Reiz und Reaktion (§ 13) . . . 25
Der optische Raumsinn und andere Raumsinne (§ 14) . . . 30
4. Verbreitung und Leistung der Lichtsinnorgane (§ 15) . . . 35
Die Leistungen der Lichtsinnorgane (§ 16) . . . 39
B. Specieller Teil . . . 43
I. Die Teile der Lichtsinnorgane . . . 43
a) Die nervösen Apparate der Lichtsinnorgane . . . 43

Seite
1. Die Lichtsinnzellen 43
Physiologische Charakteristik der Lichtsinnzelle (§§ 17—18) . . . 43
1. Lichtsinnzellen mit Stiftchensaum (§ 19) 51
a) Größe und Bau der Stiftchen 52
b) Zahl und Anordnung der Stiftchen (§ 20) 60
c) Die Bedeutung der Längen- und Dickenunterschiede der Stiftchen (§ 21) 64
d) Die Richtung der Stiftchen (§ 22) 66
e) Verschmelzungen der Rhabdome (§ 23) 67
2. Lichtsinnzellen mit »Stäbchen« (§ 24) 68
a) Plasmatische Stäbchen, in denen keine »Neurofibrillen« nachweisbar sind 68
b) Plasmatische Stäbchen mit einer »Neurofibrille« 69
c) Plasmatische Stäbchen mit einem »Neurofibrillen«-Bündel . 69
d) Röhrenstäbchen 69
e) Die zusammengesetzten Stäbchen 70
f) Lichtsinnzellen der Wirbeltiere: »Stäbchen«- und »Zapfenzellen« (§§ 25—34) 71
3. Lichtsinnzellen mit Phaosom (§ 35) 89
4. Lichtsinnzellen verschiedener Struktur 93
a) Lichtsinnzellen ohne specifische bauliche Eigentümlichkeiten (§ 36) 93
b) Lichtsinnzellen von Spadella und Eunice 94
c) Die faserförmigen Sehzellen von Drepanophorus spectabilis und die Zwischenzellen bei Pecten und Spondylus . . . 95
d) Die Sehzellen der Nebenretina von Vespa crabro L. und einigen Seesternen 95
Zusammenfassung (§ 37) 96
1. Die thatsächlichen Grundlagen 97
2. Der Erklärungswert der Annahme von Neurofibrillen in Lichtsinnzellen 98
2. Das Sehepithel 100
Allgemeines (§§ 38—42) 100
Das Sehepithel der Wirbeltiere (§§ 43—48) 110
3. Die centralen Verbindungen der Lichtsinnzellen 119
Allgemeines (§§ 49—50) 119
Der Gehirnteil der Wirbeltier-Retina (§ 51) 123
Die generelle Gestaltung der Netzhaut (§ 52) 124
Die Verknüpfung der Netzhautelemente (§ 53) 126
Die Querleitungen (§§ 54—55) 129
Die Horizontalleitungen (§ 56) 132
Die Area centralis retinae 136
Der Nervus opticus (§§ 57—61) 138
b) Die Hilfsapparate der Lichtsinnorgane 144
1. Lichtbrechende und bildentwerfende Apparate 144
Allgemeines 144
Lichtdurchlässige Gewebe (§ 62) 144
Lichtbrechende Gewebe (§§ 63—64) 145
Bildentwerfende Apparate (§§ 65—66) 153

Seite
Die Bilder in den Sehorganen (§§ 67—70) 158
Die dioptrischen Apparate der Wirbeltiere 172
A. Die Cornea (§§ 71—75) 172
B. Die Linse (§§ 76—79) 188
Der Bau der Linse (§§ 80—88) 208
Corpus vitreum (§ 89) 229
2. Die Abblendungsapparate (§§ 90—99) 231
3. Kontrastapparate (§§ 100—107) 251
4. Die Akkommodationsapparate 268
Allgemeines (§ 108) 268
Die Akkommodationsmöglichkeiten (§ 109) 272
Die Akkommodation der Wirbeltiere (§§ 110—116) 276
Die Nebeneinrichtungen der Akkommodation (§§ 117—120) . 289
5. Formgebende und stützende Gewebe (§§ 121—124) 297
6. Cirkulationsapparate (§§ 125—126) 303
7. Die Schutzapparate (Lidapparat und Augendrüsen) (§§ 127—128) 308
II. Die Lichtsinnorgane als Einheiten 311
Das Auge als Ganzes (§ 129) 311
1. Die physiologischen Augentypen (§§ 130—135). 312
1. Die Lang- und Kurzaugen. 326
2. Engwinkel- und Weitwinkelaugen (§ 136) 328
3. Mosaik- und Musivaugen (§ 137) 333
4. Platyskope und stigmatoskope Augen (§ 138) 334
5. Hell- und Dunkelaugen (§ 139). 335
6. Zusammenfassung 335
2. Die systematischen Augentypen (§§ 140—142) 337
3. Die morphologischen Augentypen (§§ 143—144) 345
III. Die Lichtsinnorgane im Verbande des Organismus . . . 351
1. Die Augengröße (§§ 145—147) 351
2. Beziehungen des Auges zum übrigen Körper (§§ 148—151). . 355
3. Der optische Raum (§ 152) 359
Die äußeren Augenmuskeln (§§ 153—155) 363
Das binokulare Gesichtsfeld der Wirbeltiere. 367
4. Die Sehschärfe (§§ 156—157). 370
Schluss 378
Die Bedingungen der specifischen Gestaltung der Sehorgane (§ 158) 378
Funktion und Größe (§ 159) 379
Dimensions- und Proportionsänderungen (§ 160). 380
Funktion und Form (§ 161). 381
Phylogenie der Lichtsinnorgane (§§ 162—163) 382
Litteratur 385

— —



Kapitel VIII.

Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges.

Von

M. Nussbaum

Professor in Bonn.

Mit 54 Figuren im Text.

Eingegangen im Oktober 1899.

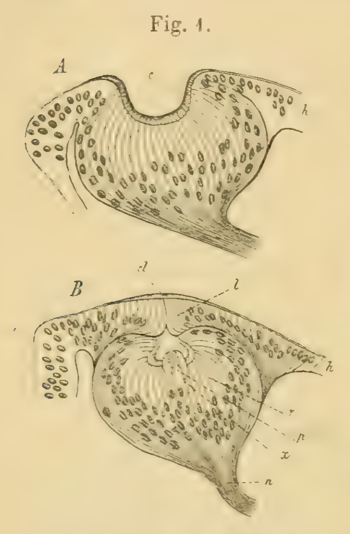
§ 1. Einleitung. Die Zeit, eine erschöpfende Darstellung von der Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges zu geben, ist noch nicht gekommen. Seit dem ersten Erscheinen dieses Handbuches ist durch eine Reihe von Untersuchungen, namentlich aber durch das thatkräftige Vorgehen des Leipziger Anatomen His und seiner Schüler die Bearbeitung der Entwicklung des Menschen unausgesetzt gefördert worden. Aber ebensowenig als mein Vorgänger vor ungefähr 25 Jahren die Excurse auf das Gebiet der vergleichenden Embryologie der Wirbeltiere entbehren konnte, wird man sich heute auf das immer noch sehr lückenhafte menschliche Material beschränken dürfen. Die Gründe sind vorderhand praktisch-zwingende. Eine systematische Gewinnung der aufeinander folgenden Stadien ist beim Menschen ausgeschlossen; nur ein langjähriges, auch vom Glück begünstigtes Sammeln kann an die Stelle der planmäßigen Untersuchung treten. Aber wenn auch nach einer Reihe von Jahren unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Menschen so ausreichend wären, dass sie sich zum Gegenstand einer monographischen Bearbeitung eigneten, so würde man der Vergleiche mit der Entwicklung der Tiere doch nicht entbehren können.

Wohl die Mehrzahl der hier beteiligten Forscher stand im Laufe und namentlich im Anfange der letzten 30 Jahre unter dem Banne einer

Anschauung, die in ihren Grundzügen auch weiterhin fortbestehen wird, deren Inhalt jedoch nicht ganz unverändert geblieben ist. »Die Entwicklungsgeschichte ist eine Wiederholung der Stammesgeschichte.« Dieser Satz würde jedoch allen Erfahrungen widersprechen, wenn man aus dem Studium der vergleichenden Embryologie oder der Zustände bei den fertigen niederen Tieren die Entwicklung beim Menschen vorhersagen oder gar konstruieren wollte. Das Studium der Entwicklungsgeschichte würde auf den falschen GALENI'schen Standpunkt zurücksinken, nach Beobachtungen an Affen die menschliche Anatomie zu lehren.

Mehr und mehr erweist sich das früher unter dem Begriffe der Caenogenese zusammengefasste Vorkommen von Abweichungen in der Entwicklung verbreitet. Die Entwicklung hat aber nicht allein Zustände geschaffen, die als vergängliche Mittelglieder zur Ausbildung einer bestimmten Gestaltung dienen und in fertigen freilebenden Geschöpfen niemals bestanden haben; sie variiert auch das Entwicklungsschema beim Fortschreiten von niederer zu höherer Organisation.

Fig. 1.



A jüngeres, *B* älteres Entwicklungsstadium des fünften Ocellus der Aciliuslarve. In *A* bezeichnet *c* Cuticula der Augengrube, *h* Hypodermis. In *B*: *cl* Linsencuticula, *l* Linsenbildungszellen, *h* Hypodermis, *r* Retinazellen, *sp* Vertikalspalt der Retina, *x* Zellen am Rande des Spaltes, *n* Nervus opticus. (Nach PATTEN.)

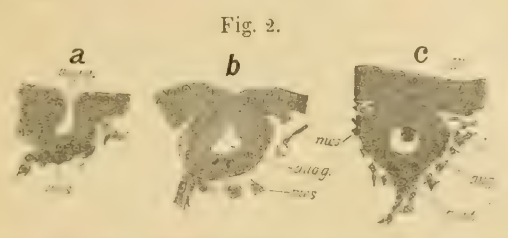
Im großen und ganzen verläuft nun der Entwicklungsprocess des Wirbeltierauges in der Weise, dass sich die beiden Keimblätter, das Ektoderm und das Mesoderm, an seinem Aufbau beteiligen. Linse, Retina und Opticus und die übrigen Augennerven nebst einigen Bestandteilen der Iris und des Ciliarkörpers stammen vom Ektoderm; alles andere vom Mesoderm.

Diese Form des Entwicklungsschemas hat in ihren Grundzügen sogar für die Wirbellosen Geltung; nur dringt kein mesodermatischer Glaskörper in das Innere des Auges der Wirbellosen ein. Beim näheren Eingehen auf die Einzelheiten der Entwicklung der aus dem Ektoderm entstehenden Teile zeigt sich weiterhin ein bedeutender Unterschied. Man hat geglaubt, dieser Unterschied müsste eine unübersteigliche Kluft zwischen den Wirbellosen und den Wirbeltieren erzeugen. Der Meinung bin ich nicht, da trotz augenfälliger Verwandtschaft zweier Tierarten ihre Entwicklung ungleich verlaufen kann.

Bei den Wirbellosen bilden sich Linse und Retina in einem Zuge durch Einstülpung des Ektoderms; bei den Wirbeltieren sind Linsen- und Retinaentwicklung zwei zeitlich und örtlich getrennte Vorgänge.

Aber auch bei den Wirbellosen ist die Durchführung der Entwicklung so verschieden, dass der eine Vorgang aus dem anderen sich nicht kontinuierlich ableiten lässt.

Fig. 2.

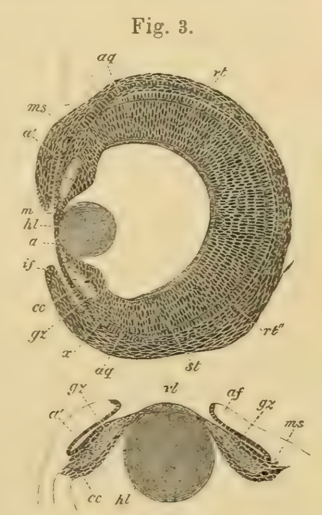


Drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien des Auges von Limax maximus L. *aug* Augenblase, *aug.g.* Augengrube, Anlage der Linse und Retina, *mes* Mesoderm. *ep* Epidermis, *l* Linse, *g.opt.* Ganglion opticum. (Nach J. MEISENHEIMER, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63, 1898.)

Zur Veranschaulichung einiger Bildungsarten des Auges wirbelloser Tiere sind die beifolgenden Figuren 1 bis 3 bestimmt.

Fig. 1 stellt zwei Entwicklungsstadien des fünften Ocellus der Aciliuslarve nach PATTEN dar. Kurze Zeit nach der ersten Anlage aus den Zellen der Hypodermis (Ektoderm) ist ein solches Auge nichts weiter als eine Grube mit verlängerten Epidermiszellen und einem gestrichelten Cuticularsaum *c*. Indem nun die Hypodermis sich von den Seiten her über diese Grube schließt und die verlängerten Zellen dieser Schlussstelle eine nach und nach dicker werdende, schließlich bikonvexe Stelle der Cuticula, Fig. 1 *B*, *d*, abscheiden, entsteht die Linse des Arthropodenauges. Die Linse ist somit eine cuticulare Bildung und liegt außen, vor dem Auge.

Fig. 3.



A und *B*. Jüngeres und älteres Stadium der Entwicklung des Auges von Loligo. *a* und *a'* Epithel der vorderen Augenkammer, *af* Irisfalte, *aq* äquatorialer Augenknorpel, *cc* kleine Ektodermzellen des Ciliarkörpers, *gz* große Zellen des Ciliarkörpers *m*, *if* Irisfalte, *ms* Mesoderm des Ciliarkörpers, *rt* innere, *rt''* äußere Schicht der Retina, *st* Stäbchen, *tl* vordere, *hl* hintere Linse. (Nach BOBRETZKY aus BALFOUR's Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.)

Bei den Mollusken bleibt der Charakter der Linse als eines Abscheidungsproduktes von Zellen gewahrt; doch liegt sie nicht mehr, wie bei den Arthropoden, vor dem Auge, sondern im Auge selbst. Wie die Figuren 2 *a*, *b*, *c* nach MEISENHEIMER erläutern, ist die erste Augenanlage bei Mollusken, Fig. 2 *a*, eine Einstülpung des Ektoderms. Diese Einstülpung schließt sich zu einem Säckchen, Fig 2 *b*; die distale Wand des Säckchens scheidet die Linse ab, die proximale Wand liefert die Retina. Das Ektoderm geht später über das von ihm abstammende Auge wieder glatt hinweg, Fig. 2 *c*.

Einen weiteren Schritt in der Entwicklung des Auges findet man bei den Cephalopoden. Das Auge entsteht wie das Molluskenauge durch Einstülpung vom Ektoderm aus. Die Linse entwickelt sich durch deutlich geschichtete Cuticularbildung der distalen Wandzellen in der abgeschnürten Augenanlage und die Retina aus den proximalen Wandzellen derselben, Fig. 3 *A*. Zu der primären Linse *hl* kommt dann unter Verbrauch der über der primären Linse gelegenen Ektodermzellen, Fig. 3 *A*, *a*, noch eine zweite, kleinere äußere Linse, Fig. 2 *B*, *vl*, zustande. Immerhin aber sind, wie besonders betont werden muss, Linse und Retina von derselben Stelle des Ektoderms abgeleitet.

Die Augen der Anneliden entwickeln sich gleichfalls aus einem von dem Ektoderm abgeschnürten Bläschen, dessen proximale Zellen erst später mit dem Kopfganglion durch den Nervus opticus in Beziehung treten. Die Linse liegt in der primären Augenblase; eine Einstülpung wie bei Wirbeltieren kommt nicht vor. Die Linse ist ein Zellensekret, nicht selbst aus Zellen zusammengesetzt.

Bei den Wirbeltieren entsteht die Retina aus den Zellen einer vom Hirnrohr abstammenden, gestielten Blase, die Linse aus einem zweiten, später als die Augenblase auftretenden und vom Ektoderm der Augengegend abgeschnürten Hohlkörper. Die Zellen der Anlage der Wirbeltierlinse bilden nicht mehr wie bei den Wirbellosen durch eine cuticulare Abscheidung den lichtbrechenden Apparat, sondern gehen selbst durch eigenartige Umformung in die Linse über. Die Linse der Wirbellosen ist ein Zellensekret, die der Wirbeltiere ein Zellenaggregat.

Trotz dieser großen Verschiedenheiten bleibt den Augenanlagen aller bekannten Tiere das Gemeinsame der Abstammung ihrer empfindenden und lichtbrechenden Teile — Retina und Linse — vom Ektoderm, da das Medullarrohr der Wirbeltiere, welches den Mutterboden für die Augenblase abgiebt, vom Ektoderm stammt. Nichtsdestoweniger bleibt der empfindende Apparat des Wirbeltierauges eine Neubildung, die im Auge der Wirbellosen nicht bestand. Vielleicht gelingt es uns aber, den Verbleib der Anlage des Auges der Wirbellosen an der Hand der Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierauges auf eine befriedigende Art zu deuten.

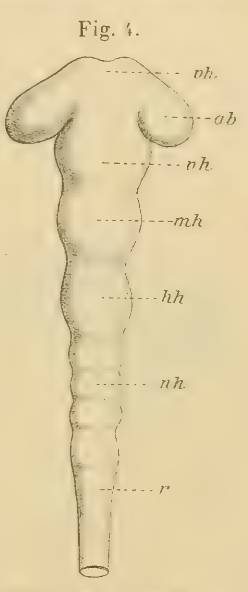
§ 2. Erste Entstehung des lichtempfindenden Apparates.

Die Anlage des lichtempfindenden Apparates stammt bei den Wirbeltieren aus dem Kopfteil des centralen Nervensystems. Sobald die anfangs dorsal offene Rinne des Ektoderms, aus dem das Nervenrohr entsteht, sich bis auf kurze Strecken am apicalen und caudalen Ende geschlossen hat, tritt in ihm eine Gliederung in Vorderhirn, Mittelhirn, Hinterhirn, Nachhirn und Rückenmark ein. Am Nachhirn und Rückenmark sind außerdem noch kleinere Einbuchtungen, die Neuromeren, gefunden worden.

Man vergleiche hierzu das in Fig. 4 beigegebene Schema, welches den Zustand beim Huhne am Ende des zweiten Brütetages, beim Kaninchen am zehnten Tage nach der Befruchtung wiedergiebt.

Früher wurde nun gemeinhin angenommen, die Anlage des lichtempfindenden Apparates entstehe in Form von seitlichen Ausstülpungen nahe dem Boden des Vorderhirnbläschens. Aber schon Koelliker machte darauf aufmerksam, ob man damit auch weit genug zurückgegriffen habe, und ob nicht die seitlichen Ausbuchtungen des ganz offenen Vorderhirnes beim Hühnchen, wie sie schon Remak abbildet, für die ersten Spuren der Augenblase gehalten werden sollten. Dieser Gedankengang hat durch die Ermittelungen van Wijhe's (75) an Selachiern und Heape's (89) Studien am Maulwurf volle Bestätigung erhalten. Auch Hoffmann und Kupffer nebst vielen anderen treten der Ansicht van Wijhe's bei, dass die Augenblasen dorsal entstehen und auf den bekannten Querschnitten wegen der Kopfbeuge am Vorderende des Hirnrohres nur scheinbar ventral gelegen seien.

Fig. 4.



Schema des centralen Nervensystems mit Augenblasen vom ungefähr 18 Stunden alten Hühnchen. *vh* Vorderhirn, *ab* Augenblase, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn, *nh* Neuromeren des Nachhirnes, *r* Rückenmark bis zur Nackengegend.

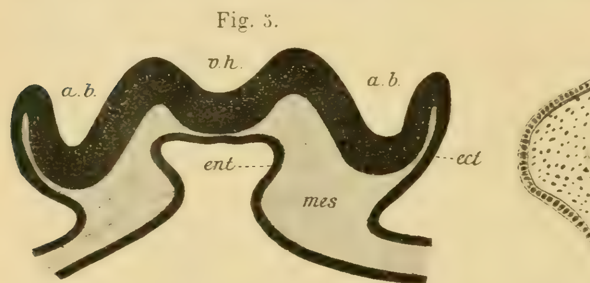
Es muss somit vor das gewöhnlich als Anfang der Augenentwicklung abgebildete Stadium der Augenblase noch eine Reihe von anderen Stadien eingeschoben werden, in denen der Weg von der Rückseite des offenen Medullarrohres bis zum Boden des dritten Ventrikels zurückgelegt wird. Gelingt dies, so würde die Augenblasenentwicklung einen Ausgang nehmen wie die der Kopfganglien, die ebenfalls von seitlichen Rinnen oder bei den Knochenfischen von seitlichen Verdickungen an der dorsalen Seite des noch offenen Nervenrohres abstammen. Der Unterschied in dem weiteren Fortschreiten der Entwicklung bestände dann darin, dass das Ganglion sich sehr schnell vom centralen Nervenrohr trennt, während die Augenanlage, zuerst von der dorsalen Seite des Neuralrohres zur Basis hinabgleitend, noch lange Zeit mit ihrer Höhle gegen die Hirnhöhle sich öffnet. In späteren Phasen der Entwicklung findet dann auch bei der Augenanlage eine Abtrennung vom Hirn statt, sodass schließlich sowohl Ganglien als nervöse Augenanlage erst durch die Nervenfortsätze sekundär mit dem centralen Nervensystem wieder in Zusammenhang gebracht werden.

Beim Menschen hat man die allerersten Stadien der Augenentwicklung nicht beobachtet; wohl genügen die von Heape vom Maulwurf abgebildeten Befunde zum Nachweise der Übereinstimmung der Entwicklung

dieser Teile bei den Säugetieren mit der Entwicklung der niederen Wirbeltiere.

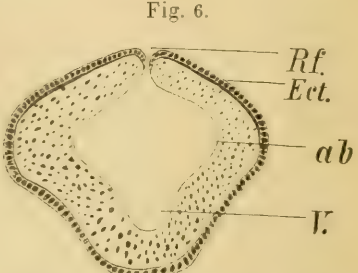
Die Fig. 5 stellt einen Durchschnitt durch die allererste Anlage des lichtempfindenden Apparates dar, nach der Originalfigur Heape's vereinfacht, indem die einzelnen Keimblätter ohne Einzeichnung von Zellen nur der Form nach getreu wiedergegeben sind. Das vom Entoderm durch das Mesoderm getrennte Ektoderm weist den Durchschnitt der Rinne auf, aus dem Hirn und Rückenmark durch seitlichen und dorsalen Schluss der Ränder hervorgehen, und zu den Seiten dieser Rinne die beiden durchschnittenen Augengruben. In Fig. 6, nach einem etwas älteren Maulwurfembryo als die vorige gezeichnet, ist das Ektoderm in der dorsalen Mittellinie noch nicht geschlossen. Die Anlagen der Augen sind in die Höhe gerückt und erscheinen als dorsale seitliche Ausbuchtungen der Hirnrinne. An Lachsembryonen der betreffenden Entwicklungsstadien, kurz vor Beginn

Fig. 5.



Querschnitt durch den Kopf eines Maulwurfembryos vom Stadium F (nach Heape). *vh* Anlage des Vorderhirns, *ab* Anlage der Augenblase. *ect* Ektoderm, *mes* Mesoderm. *ent* Entoderm.

Fig. 6.



Querschnitt durch die Augengegend eines Maulwurfembryos (Heape, Stadium H). *Rf.* Rückenfurche des Medullarrohres, *Ect.* Ektoderm, *ab* Augenblase, *V* Ventrikel.

der Linsenbildung habe ich die ventral gerichtete Verlagerung der zuerst wie in Fig. 6 seitlich dorsal gelagerten Augenanlagen verfolgen können. Zu dieser ventral gerichteten Bewegung am Hirnrohr selbst kommt dann noch eine andere Verlagerung hinzu, auf die oben schon hingewiesen wurde. Sind die Augenanlagen nämlich beim Lachs am künftigen Boden des dritten Ventrikels angelangt, so tritt eine Umbiegung am rostralen Ende des Hirnrohres auf, welche die Spitze desselben ventral und caudalwärts verschiebt.

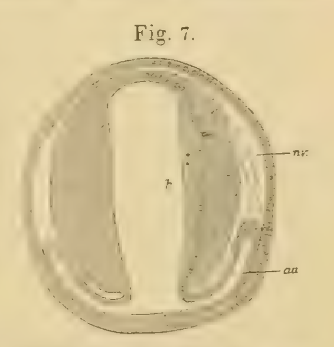
Vergleicht man Sagittalschnitte etwa 18 Tage alter Lachsembryonen mit denen der nächstfolgenden bis zum 36. Tage, so erkennt man leicht, wie das umgebogene rostrale Ende des Hirnes caudal weiter wächst. An 19 Tage alten Embryonen war es 0,05 mm, an 36 Tage alten 0,3 mm lang. Während die Umbiegungsstelle an dem 19 Tage alten Embryo aber 0,18 mm von der Mündung der Augenstiele im Hirn entfernt lag, war sie bei dem 36 Tage alten Embryo nur noch 0,09 mm davon entfernt.

Somit ist die Stelle, wo die Augenanlage das Hirn verlässt, wegen der

Scheitelkrümmung von der Rückfläche auf die Bauchseite erst sekundär verlagert und zugleich caudal verschoben worden. Dadurch wird auch der Nervus opticus, worauf schon van Wijhe hinwies, zum zweiten Hirnnerven. obschon er anfänglich auf der dorsalen Seite vor dem beim erwachsenen Wirbeltier als erster Hirnnerv gezählten Nervus olfactorius gelegen war. Das Infundibulum ist nämlich, wie schon von Baer (1) bestimmt behauptete, das anfänglich rostrale Ende des Hirnrohres. Wird es durch die Scheitelkrümmung auf die ventrale Seite umgebogen und dann caudal geführt, so folgen ihm der N. opticus und der N. olfactorius, wodurch natürlich die Reihenfolge dieser beiden Nerven umgekehrt werden muss, wenn man sie an der Basis des fertigen Hirnes zählt.

§ 3. Die primäre Augenblase. Durch die Weiterentwicklung der symmetrischen, vorhin geschilderten Anlage entstehen seitliche Auswüchse, die nach den Untersuchungen Kupffer's (100) bei Petromyzon Planeri die Form zweier hohlen Blindschläuche annehmen und an der Seitenwand des Vorderhirnes in die Höhe reichen. Fig. 7 stellt einen Schnitt durch die Blindschläuche *a u* dar, deren Lichtung mit der Hirnhöhle *h* in offener Verbindung ist. Den horizontal gelagerten Teil der Ausstülpung nennt man den Augenstiel, den seitlich am Hirn in die Höhe ragenden die primäre Augenblase, deren Gestalt nicht bei allen Tieren die gleiche ist. Die Zellen der Ausstülpung sind in diesem Stadium noch gleich beschaffen, wenn sie auch bei der Weiterentwicklung wesentliche Verschiedenheiten untereinander aufweisen.

Fig. 7.



Schnitt durch den Kopf eines sechs Tage alten Embryos von Petromyzon Planeri. *au* Augenblase, *h* Hirn. *nv* Nerv. Zellen nur rechts eingezeichnet. (Nach Kupffer, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35, 1890.)

Die erste Anlage des Sehapparates ist beim Menschen noch nicht bekannt geworden. Wohl hat His (67) einen Embryo beschrieben, der das Stadium der entwickelten primären Augenblase aufweist. Der betreffende menschlische Embryo L) war ungefähr zwei Wochen alt und hatte eine Körperlänge von 2,44 mm. Die Profilrekonstruktion des Centralnervensystems und der oberen zwei Darmdrittel ist in der beigegebenen Figur 8 verkleinert nach dem Original (His, Tafel VI Fig. 1 C) wiedergegeben. An dem unzerlegten Embryo waren äußerlich die Augenblasen nicht kenntlich. Sie erschienen erst auf den Querschnitten, wie dies auf derselben Tafel VI die Figuren 2 und 3 zeigen, als hornartig gebogene, hohle Verlängerungen des Vorderhirnbodens, die von der Seitenwand des Hirnes und dem Ektoderm durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt waren. In der beigegebenen Kopie der His'schen Rekonstruktion ist der Abstand der

Augenblase von der Hirnwand durch Schattierung angedeutet, die Kommunikation der Augenblase mit der Hirnhöhle liegt ventral; von da erhebt sich die Augenblase frei apical- und dorsalwärts.

Fig. 8.

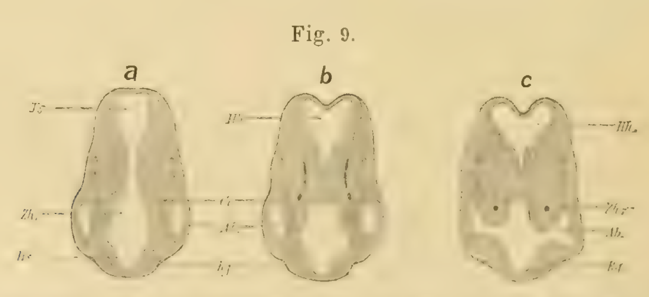


Profilrekonstruktion des Centralnervensystems und der oberen zwei Drittel des Darmes vom 2,4 mm langen menschlichen Embryo L. *Ag* Augenblase, *All* Allantoisgang, *Rg* Rautengrube, *Oh* Gehörgrube, *Hz* Herz, *Vd* Vorderdarm, *Nb* Nabelblase. (Nach His, A. m. Embr.)

An einem ungefähr 3 Wochen alten Embryo von 4 mm Körperlänge (Embryo α Tafel VII) ist wegen der aufgetretenen Nackenkrümmung die Stellung der Augenblasen zur Längsachse des Körpers verändert worden. Äußerlich nunmehr schon an der kreisförmig begrenzten Vortreibung von 0,35 mm Durchmesser kenntlich, münden sie noch in die Hirnhöhle (siehe die folgende Figur 9b); ihre dem Ektoderm zugewandte Kuppe ist außen Fig. 9c ein wenig eingedrückt; das Ektoderm, obschon es in der Zeichnung nicht besonders hervortritt, ist nach His' Angaben in dieser Gegend verdickt, sodass hierdurch die ersten Andeutungen für die Umgestaltung der primären Augenblase und das Auftreten der Linse gegeben wären. Wo die Augenblase dorsal sich frei erhebt, wie an der Stelle, die in Fig. 9a im Schnitt getroffen wiedergegeben ist, da ist sie nicht eingedrückt und wird von unverändertem Epithel überzogen. Wir werden später zeigen können, dass die ventral gelegene, verdickte Stelle im Ektoderm den Ausgangspunkt der Linsenbildung abgiebt.

§ 4. Die sekundäre Augenblase. Die primäre Augenblase erleidet somit, wie schon an diesen wenigen, vom Menschen bekannten frühen Stadien erkannt werden kann, im Laufe der Entwicklung eine solche Ver-

Fig. 9.

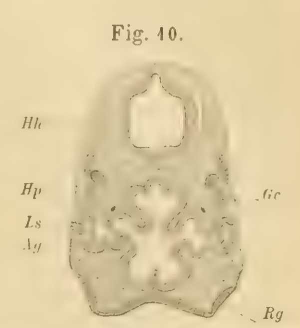


Drei Schnitte durch die Augengegend des 4 mm langen menschlichen Embryo α.
Ab Augenblase, *Gc* Ganglion ciliare, *Hh* Hinterhirn, *Hs* Hemisphärenhirn, *Js* Isthmus des Hinterhirns, *Rg* Riechgrube, *Zh* Zwischenhirn. (Nach His, Anatomie menschlicher Embryonen.)

änderung, dass sie mit dem Breitenwachstum des Kopfes einen länger ausgezogenen, hohlen Stiel erhält: dabei wird ihre dem Ektoderm anliegende Kuppel eingebuchtet. In diese Einbuchtung rückt die Linsenanlage ein:

die ventrale und mediale Partie der Einbuchtung nimmt den Glaskörper auf. Der Glaskörperraum ist, wie die in Fig. 10 reproduzierte His'sche Abbildung zeigt, anfänglich ganz schmal und von vorn, oben, unten und den Seiten her, nicht aber von hinten zugänglich. Nach anderen Achsen geführte Schnitte ergänzen das Bild in der Weise, dass zwischen Linse und Augenblase das Mesoderm mit dem übrigen Kopfmesoderm kontinuierlich zusammenhängt, dass aber hauptsächlich ventral ein langgezogener Spalt den Zugang zu dem flach schalenförmigen, späteren Glaskörperraum vermittelt. Dieses ist der sogenannte Augenspalt. Mit seinem Auftreten ist die ursprüngliche »primäre« Augenblase in die »sekundäre Augenblase« umgewandelt worden.

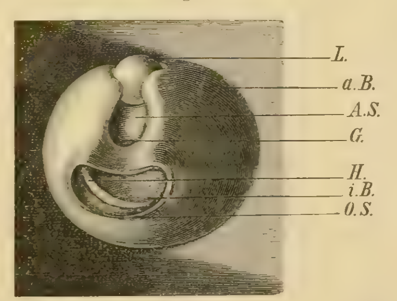
Fig. 10.



Schnitt durch einen menschlichen Embryo (His, Embryo A, 7,5 mm). *Ag* sekundäre Augenblase, *Ls* Linsenanlage, *Hp* Hypophysis, *Hh* Hinterhirn, *Gc* Ganglion ciliare, *Rg* Riechgrube.

Durch die wirksamen Wachstumsvorgänge wird somit eine bedeutende Formveränderung an der primären Augenblase hervorgerufen. Hatte dieselbe noch kurz zuvor die Gestalt einer langgestielten, hohlen Beere, deren Innenraum durch die Höhlung des Stiels mit dem dritten Ventrikel in offener Verbindung stand, so ähnelt sie auf dem weiter vorgeschrittenen Stadium der sekundären Augenblase einem doppelwandigen Schöpflöffel. Neben der schon von Anfang vorhandenen primären Höhlung ist durch die Einstülpung der vorderen und der ventralen Wandpartie eine zweite sekundäre Höhlung entstanden, die sich bei den Säugetieren und dem Menschen sogar eine Strecke weit auf die ventrale Seite des Stieles fortsetzt.

Fig. 11.



Schema der sekundären Augenblase mit Linse, Augenspalt und hohlem, ventral rinnenförmig vertieftem Augenstiel. *L.* Linse, *a.B.* äußeres Blatt, *i.B.* inneres Blatt der sekundären Augenblase, *A.S.* Augenspalt, *G.* der Glaskörperraum, *H.* die primäre Höhle der Augenblase, *O.S.* die Wand des hohlen Opticus (Augenstiel). Die ventrale Seite ist dem Beschauer zugewandt; der Opticusstiel ist dicht am Auge abgeschnitten.

Zur Erleichterung des Verständnisses für die Form der nicht ganz einfach gebauten sekundären Augenblase ist in Fig. 11 eine an das Manz-Ziegler-sche Modell sich anlehnende Zeichnung beigegeben. Dieselbe stellt eine doppelwandige, mit zwei Öffnungen versehene, kurzgestielte Hohlkugel dar. Die Öffnung *A.S.* führt von außen her in eine innere Höhle, die andere, tiefer gelegene Öffnung in die zwischen den Wandungen der Kugel befindliche äußere Höhle. Die erste Öffnung wird durch die in sie eingekeilte Linse eingeengt und stellt mit ihrem Rest *A.S.* den Augenspalt

dar. Die zweite Öffnung, durch die man auf die äußere Fläche der inneren Kugelwandung und in den Raum zwischen äußerer und innerer Kugelwandung sieht, ist durch einen Querschnitt durch den noch hohlen Augenstiel entstanden, der an seiner ventralen, in der Zeichnung dem Beschauer zugekehrten Wand rinnenartig vertieft ist. Die Höhle des Stieles ist aber nichts anderes als die Verbindungsstrecke der Hirn- und primären Augenblasenhöhle. An den Rändern des Augenspaltes und entlang dem Äquator der Linse schlägt sich die Wand der äußeren Kugel in die der inneren um. Würde man somit die primäre Augenblase sich in Gestalt einer dehnbaren Kugel vorstellen oder sie etwa durch einen gestielten Gummiballon ersetzen, so wäre bei *A. S.* die einfache Hohlkugel durch Eindrücken mit gestreckten Fingern, bis die Handwurzel in den Spalt eindringt, und nachheriges Drehen mit der geschlossenen Faust im Inneren dieses Spaltes in die sekundäre Augenblase umzuwandeln. Erstarrt dann das Modell und würde der hohle Stiel dicht am Übergang in die Kugel abgeschnitten, so wäre unsere Figur fertig. Durch diese Mechanik kann jedoch keine sekundäre Augenblase entstehen, da die Kräfte zu ihrer definitiven Ausgestaltung nicht allein von außen her wirken. Die Außenkräfte finden auch nicht wie an dem Gummimodell ein gefügiges Material vor, sondern bei der Umwandlung der primären in die sekundäre Augenblase wirken Kräfte gleichzeitig, die sowohl in den Zellen der Augenblase und des Ektoderms, als in denen des Kopfmesoderms gelegen sind. Das sieht man deutlich an solchen Embryonen wie denen von Amphiuma, wo die primäre Augenblase sich in die sekundäre umwandelt, ehe auch nur eine Spur von Linsenanlage im Ektoderm zu erkennen ist.

Zu der Fig. 11 zurückkehrend würde noch zu bemerken sein, dass in der Natur die dem Beschauer zugewandte Seite mit der Öffnung *A. S.* ventral, der freie Linsenpol um diese Zeit lateral gelegen sei, und dass die Fortsetzung des angeschnittenen Opticusstieles medial verlaufe. Die ganze Kugel würde man die sekundäre Augenblase nennen, ihre beiden Wandungen das äußere Blatt und das innere Blatt der sekundären Augenblase. Die Öffnung *A. S.* trägt den Namen Augenspalt. Ich möchte weiterhin vorschlagen, die Höhle der Augenblase, welche mit dem Hirn kommuniziert, weil sie die anfänglich vorhandene ist, die primäre Höhle der Augenblase zu nennen, und die andere, zur Aufnahme der Linse und des Glaskörpers bestimmte, erst sekundär entstandene Höhle, die sekundäre Höhle der Augenblase.

Geht die Entwicklung der Augenblase weiter, so bleiben ihre anfänglich in einfacher Lage angeordneten Zellen nicht mehr gleichartig; man kann das innere und das äußere Blatt der sekundären Augenblase nicht allein der Lage nach, sondern auch an den Eigentümlichkeiten der Zellen unterscheiden. Zuerst wird das innere Blatt verdickt.

Der Grad dieser Veränderung ist nicht bei allen Wirbeltieren gleich-

mäßig ausgebildet. Die größten Unterschiede in der Dicke beider Wandungen zeigen eine Zeit lang die Knochenfische, bei denen das äußere Blatt der sekundären Augenblase so stark gedehnt wird, dass seine Zellen wie Endothelien abgeplattet erscheinen. Aber auch die übrigen Wirbeltiere lassen den Unterschied sehr bald erkennen. Man vergleiche dazu die Abbildungen 21 und 22 vom Huhn. In dem jüngeren Stadium sind die Wände der sekundären Augenblase gleich dick, an dem weiter entwickelten ist das innere Blatt verdickt, das äußere dagegen verdünnt. Fig. 12 zeigt dann, wie die Zellvermehrung in beiden Blättern weiter geht, wie sie im inneren Blatt auf die der primären Höhle zugewandte Seite sich beschränkt und neben der Flächenvergrößerung, die der des äußeren Blattes adäquat sein muss, auch eine Dickenzunahme erzeugt.

Nach M. Schultze (38) misst beim Hühnchen am Ende des zweiten resp. am Ende des dritten Tages das äußere Blatt 0,022 resp. 0,019 mm, das innere Blatt 0,038 resp. 0,040 mm.

Koelliker (28) gibt für einen vierwöchentlichen menschlichen Embryo 0,05 mm als Dicke des äußeren Blattes und 0,1 mm als Dicke des inneren Blattes an.

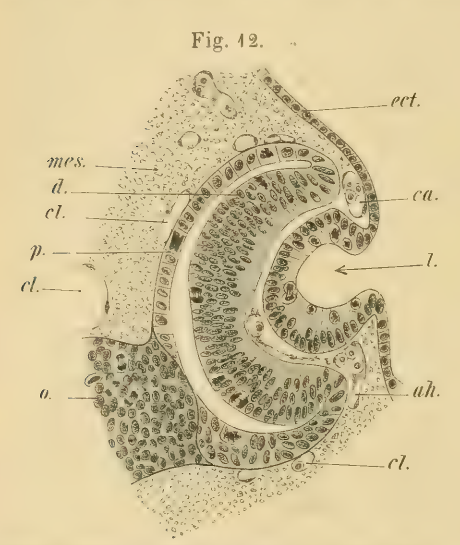
Das Wachstum der sekundären Augenblase bringt eine Reihe von Erscheinungen hervor und ist von anderen begleitet, wodurch ihre Form wiederum wesentlich umgeändert wird.

Die Höhle der primären Augenblase wird immer mehr und mehr eingeengt, sodass beide Blätter bis zur Berührung genähert werden. Gegen die Linse wächst der freie Rand der Blase stärker vor; der Glaskörperraum vertieft und erweitert sich und, was das Bemerkenswerteste ist, der Augenspalt schließt sich bei den Säugetieren im Niveau der äußeren Begrenzung mit völligem Schwund jeder Marke seines einstigen Bestehens. In Hühnerembryonen verstreicht die vorher sichtbare weiße Naht vom neunten Tage an, beim Menschen in der sechsten bis siebenten Woche. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln richten sich die vorher klaffenden Ränder des Augenspaltes auf und wachsen gegen das Augeninnere vor, um die Campanula oder das Pecten zu erzeugen.

Die nunmehr folgenden Veränderungen der sekundären Augenblase nach Schluss des Augenspalts lassen im Augenhintergrunde aus dem inneren Blatte alle Schichten der Retina entstehen, mit Ausnahme der Pigmentschicht, die aus dem äußeren Blatte hervorgeht. Durch späterhin am vorderen Rande auftretendes Flächenwachstum gerät die Augenblase über den Äquator der Linse bis auf deren vordere Fläche. Diese vordere Zone nimmt in einer später noch besonders zu besprechenden Weise an dem Aufbau des Corpus ciliare und der Iris teil.

§ 5. Die Entwicklung des inneren Blattes der sekundären Augenblase zu den inneren Schichten der Retina. Das Wachstum des inneren Blattes der sekundären Augenblase wird durch Zellvermehrung, durch Zellverschiebung und durch Veränderungen der Gestalt und Größe der Zellen bedingt. Die Zellvermehrung erfolgt auf dem Wege der mitotischen Teilung, und zwar liegen die teilungsfähigen Zellen nach ALTMANN's (82) Entdeckung, wie bei allen embryonalen Hohlorganen, dem Lumen der Augenblase an. Die Schicht von Zellen, welche der späteren Lage der äußeren Körnerschicht entspricht, ist also vorzugsweise die Keimschicht der Retina. Von hier aus gleiten die Zellen in ziemlich radiär gestellten Säulen nach der Richtung des Glaskörperraumes vor, sodass die spätere Ganglienzellenschicht der Retina die älteste Tochtergeneration jener außen gelegenen Keimschicht darstellt (vergl. Fig. 12). Man findet auch gelegentlich Mitosen in anderen Schichten als der Keimschicht; sie sind aber an Zahl gering. Stellt man sich vor, die ersten Teilungen führten zur Differenzierung der einzelnen Schichten, so werden die in den Schichten auftretenden Mitosen zur sekundären Vermehrung ihrer Zellen ohne weitere funktionelle Differenzierung führen. So hört ja auch in der Epidermis, im Epithel des Darmes von einer gewissen Zeit die Zellvermehrung von der Oberfläche her auf; sie bleibt aber später noch, wenn die differenzierenden Vorgänge längst abgelaufen sind, der tiefsten Schicht erhalten. Hier würde also wiederum differenzierende Teilung der additionellen voraufgehen, wie ich dies für die Zellteilungen überhaupt in meiner Abhandlung »Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich« angenommen habe, und wofür im Laufe der Zeit durch eine Reihe von Beobachtungen augenfällige Beweise geliefert worden sind.

Fig. 12.

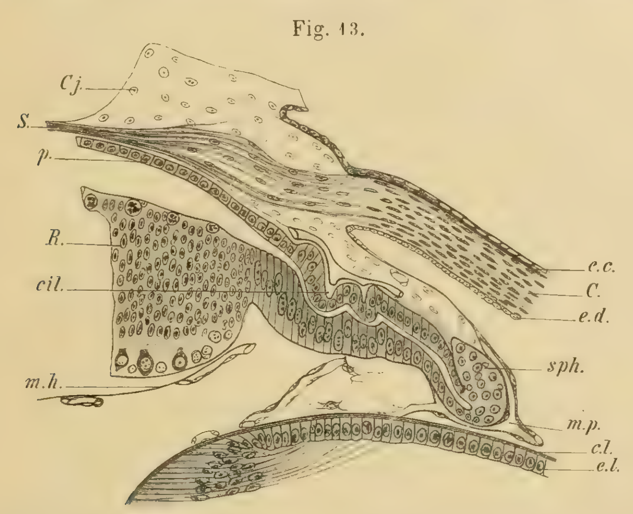


Schnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Mäuseembryos. *ect.* Ektoderm, *ca.* Gefäß in der Gegend der künftigen Iris, *l.* Linsengrube, *ah.* Glaskörpergefäß, *cl.* Gefäße im Mesoderm an der Wand der Augenblase, *mes.* Mesoderm, *d.* distale und *p.* proximale Wand der sekundären Augenblase, *o.* Opticusstiel seitlich im Längsschnitt getroffen. (Vergr. LEITZ, Syst. 5, Oc. 2.)

Ist die Zahl der Zellen in jedem Radius des hinteren Augenabschnittes auf etwa sieben bis acht gestiegen, so werden die Kerne in den dem Glaskörper zugewandten Zellen rundlich und zugleich chromatinärmer. Die Zellen sind noch nicht vergrößert, aber sie treiben Fortsätze, die, gegen den

zur Zeit noch hohen Opticusstiel gerichtet, die Anfänge der Faserentwicklung im N. opticus darstellen. Diese Formveränderung der innersten Zellenlage der Augenblase ist die Einleitung zur Bildung der Nervenfaser- und der Ganglienzellenschicht. Sie schreitet, wie alle weiteren Entwicklungsvorgänge der einzelnen Retinaschichten vom hinteren Pole nach vorn fast regelmäßig weiter vor. Späterhin wächst der Kern und der Zellleib dieser Zellen, und dann ist auch der gegen die innere granulierte Schicht gewandte, verästelte Fortsatz der Ganglienzellen deutlich geworden (vergl. Fig. 13).

Fig. 13.



Teil eines Schnittes durch die vordere Hälfte des in Flemming'scher Flüssigkeit gehärteten Auges einer zwei Tage alten weißen Maus. *Cj.* Conjunctiva, *ec.* Epithel der Cornea, *C.* Substantia propria corneae, *ed.* Epithel der Descemetischen Membran, *sph.* Anlage des M. sphincter pupillae, *mp.* Membrana pupillaris (in ihr Anastomosen von Glaskörper- und Irisgefäßen), *cl.* die cuticulare Linsenkapsel, *el.* vorderes Epithel der Linse, *mh.* Grenzcontour des abgehobenen Glaskörpers, *cil.* Anlage der Ciliarfortsätze, *R.* Retina, *p* Pigmentschicht, *S.* Sclera und Chorioidea. (Vergr. Leitz, 5, Oc. 0.)

Über das erste Auftreten centrifugal gerichteter Fasern in der Retina, die beim Erwachsenen vom Hirn aus in der Bahn des Nervus opticus verlaufen, ist bis jetzt nichts Sicheres festgestellt worden.

Schon bevor die Ganglienzellen als solche erkannt werden können, erscheint ein dünnes, feines Lager reichlich anastomosierender Nervenfasern, die als innerste Schicht der Retina in die Bahn des Nervus opticus eintreten und zuerst wiederum nur am hinteren Pole des Auges sich entwickeln. Die Fasern des N. opticus dringen weiter als bis zur Ganglienzellenschicht in die Retina ein. Sie sind nicht allein die Fortsätze der Ganglienzellen, sondern auch von Zellen, die in der späteren inneren Körnerschicht gelegen sind. Dies hat Mall (116) von Necturus überzeugend nachgewiesen und ist auch nach den Befunden an der Retina erwachsener Wirbeltiere, wie es Dogiel, Ramon y Cajal und Tartuferi beschreiben, nicht anders zu erwarten.

Die nächst ausgebildete Schicht ist die innere granulierte Schicht. Durch ihre Entfaltung wird die Ganglienzellenschicht, immer am hinteren Augenpol zuerst, mit fortschreitender Entwicklung von der inneren Körnerschicht mehr und mehr abgedrängt. So ist die innere granulierte Schicht an korrespondierenden Stellen des Augengrundes gemessen bei einer zwei Tage alten Maus 0,02 mm, bei der zehntägigen 0,035, bei der erwachsenen Maus 0,05 mm dick.

Hat die innere granulierte Schicht eine deutliche messbare Dicke erreicht, so werden die Zellen der inneren Körnerschicht chromatinärmer in den Kernen, und nach kurzer Zeit werden auch die Fortsätze dieser Ganglienzellen leicht nachweisbar.

Die nächste Entfaltung der Retina betrifft die äußere granulierte Schicht; zuletzt erst werden Stäbchen und Zapfen gebildet.

Die Vorstellungen über die Ableitung der einzelnen Lagen der Retina von den embryonalen einfachen Schichten haben im Laufe der Zeit viele Wandlungen durchlaufen müssen.

Huschke (4) und Schöler (18) lassen aus dem äußeren Blatte der sekundären Augenblase die Schicht der Stäbchen und Zapfen entstehen, Remak (26) die ganze Chorioides, Hensen (36), Babuchin (35) und Koelliker (28) die Pigmentschicht der Retina. Damit war die Kontroverse jedoch noch nicht erschöpft. Denn Hensen behauptete gegen Babuchin und M. Schultze, die Stäbchen und Zapfen entständen mit der Pigmentschicht der Retina zusammen und verbänden sich erst später mit den übrigen aus dem inneren Blatte der sekundären Augenblase hervorgegangenen Schichten der Retina. M. Schultze (38), Schenk (39), Foster und Balfour (53) und N. Lieberkühn (62) dagegen bestätigten die Angaben Koelliker's und Babuchin's, dass die Stäbchen und Zapfen aus der äußeren Körnerschicht der Retina hervor- und in die Pigmentschicht erst hineinwachsen, nicht in ihr entstehen.

M. Schultze stellte sodann fest, dass blindgeborene Tiere, wie Katzen und Kaninchen, post partum noch keine Stäbchen und Zapfen besitzen. Erst am vierten Tage nach der Geburt erschienen bei der Katze, als erste Andeutungen derselben, kleine dichtstehende Höcker auf der bis dahin völlig glatten Membrana limitans externa. Am achten bis neunten Tage, kurz vor Eröffnung der Lidspalte, maßen bei der neugeborenen Katze die Außenglieder der Stäbchen 4 μ, bestehend aus vier oder fünf Plättchen von ungefähr 0,8 μ, während dieselben Abschnitte der Stäbchen bei der noch nicht ganz erwachsenen Katze 17 μ messen und aus 20 bis 22 Plättchen von gleicher Dicke bestehen. Die Außenglieder wachsen also durch Vermehrung ihrer Plättchen. Dieselben Erscheinungen wurden am Kaninchen gefunden und sind leicht bei Forellen- oder Lachsbrut zu bestätigen, wie ich aus eigener Erfahrung versichern kann. Am 11. Dezember 1882 befruchtete Eier von Trutta fario, die bei 7° C. ausgebrütet wurden, zeigten am 4. Februar 1883,

also nach acht Wochen, in der Retina noch keine Stäbchen und Zapfen unter der Pigmentschicht. Am 6. Februar begann die Schichtung der Retina in den radiär gestellten Zellsäulen deutlich zu werden und Stäbchen- und Zapfenschicht zu erscheinen. Die Außenglieder wuchsen durch Vermehrung der Plättchen. Versuche, durch plötzlich einfallendes Licht die Forellchen aufzuscheuchen, schlugen bis zum 27. Februar fehl und konnten erst vom 6. März 1883 an mit Erfolg angestellt werden. Die Bedeutung derartiger Versuche für die Bestimmung des peripheren Ortes der Lichtempfindung darf vorläufig nicht zu hoch angeschlagen werden, da zuvor genauere Untersuchungen über die weiter central gelegenen Stellen des Sehapparates, Ganglienzellen und Leitungsbahnen im Thalamus opticus, an der Hirnrinde vorliegen müssten. Sie beweisen nur so viel, dass vor dem Eintritt der Lichtempfindung die Stäbchen und Zapfen ausgebildet sein müssen.

Die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen beginnt beim Menschen nach den Untersuchungen von Falchi (91) an 21,5 cm langen Embryonen.

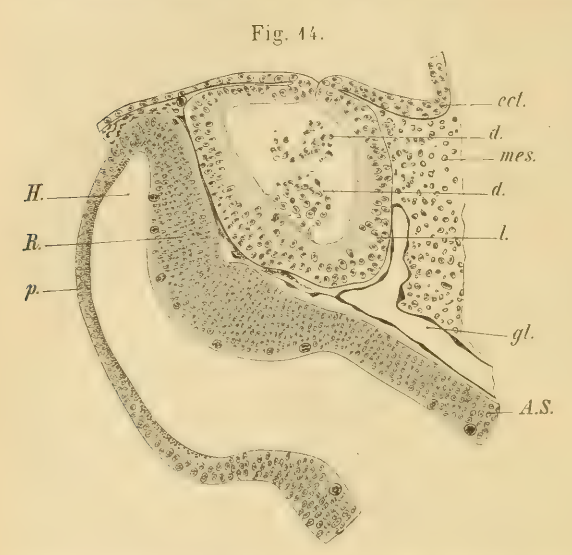
Das Stützgewebe der Retina entwickelt sich, wie His dies für das centrale Nervensystem überhaupt nachgewiesen hat, aus demselben Keimlager, das auch den nervösen Zellen mit ihren Fortsätzen den Ursprung giebt, und wird später, wenn die Blutgefäße in die Retina eindringen, aus Mesodermelementen verstärkt. Nach Mall's Untersuchungen an Amblystoma sind sogar die Spongioblasten die zuerst in der embryonalen Retina differenzierten Elemente, die späterhin zu den Müller'schen Radiärfasern auswachsen, und durch deren Verschmelzung an den beiden freien Flächen der Retina die Membrana limitans interna und externa hervorgehen. Später dringen mit den Blutgefäßen auch Elemente des Mesoderms in die unpigmentierten Schichten der Retina ein.

§ 6. Die Entwicklung des äußeren Blattes der sekundären Augenblase zur Pigmentschicht der Retina. Zur Pigmentschicht der Retina entwickelt sich das äußere Blatt der sekundären Augenblase. Während das innere Blatt oft schon vor der Linseneinstülpung, so zum Beispiel bei Amblystoma, verdickt ist, ist das äußere Blatt um diese Zeit bedeutend abgeflacht; bei anderen Tieren tritt dieser Zeitpunkt, so bei den Säugetieren, erst später ein. Bei Knochenfischen erreicht die Abflachung einen solchen Grad, dass man eine Zeit lang ein Endothel vor sich zu haben glaubt. Das gilt beispielsweise von dem 25 Tage alten Lachsembryo.

Die Zellen der Pigmentschicht vermehren sich durch indirekte Teilung und bilden bei den meisten Wirbeltieren von ihrer inneren, also der Chorioides abgewandten Fläche aus Pigment (Fig. 14), das sich allmählich, wie Fig. 15 zeigt, über die ganze Zelle erstreckt und nur den Kern freilässt. Gerade das erste Auftreten des Pigments in dem Stratum pigmentosum der Retina zeigt deutlich, wie weit wir zur Zeit noch von einer Erklärung

dieses Vorganges entfernt sind. Nach KESSLER (57) zeigt sich beim Huhn das Pigment zuerst an der Außenfläche der Zellen, es dringt also in umgekehrter Richtung wie bei den Säugern vor. Die Sache wird nicht klarer, wenn man in dogmatischer Weise über derartige Vorgänge viel zu reden versucht. Sie sind vorläufig nur zu registrieren, nicht aber zu erklären.

Fig. 14.



Schnitt in der Richtung der Augenspalte durch das Auge eines 11 Tage 17 Stunden alten Kaninchenembryos. *A.S.* Augenstiel, *d.* vergängliche Zellen der Linsenanlage, *ect.* Ektoderm, *gl.* Glaskörpergefäß, *H.* die eingebuchtete primäre Höhle der Augenblase, *l.* Linsensäckchen, *mes.* Mesoderm, *p.* Pigmentschicht der Retina mit Beginn der Pigmentablagerung auf der Seite der primären Augenblasenhöhle, *R.* Anlage der Retina.

Die Pigmentkörnchen wachsen, wie Fig. 15 von der Retina eines viermonatlichen menschlichen Embryos erläutert, sei es, dass die anfänglich kleinen sich vereinigen, oder jedes für sich vergrößert wird. Sobald die Stäbchen- und Zapfenschicht erscheint, treiben die Pigmentzellen der Retina Fortsätze, während sie vorher glatt der Membrana limitans externa anlagen. Die Höhe der Zellen nimmt beträchtlich zu, und bald kann man auch unter dem Einflusse des Lichtes die bekannte Pigmentwanderung, wodurch im Hellen die Stäbchen bedeckt, im Dunkeln befreit werden, erkennen. Gegen Ende Februar ist das Experiment an junger Lachsbrut schon mit gutem Erfolge anzustellen.

Fig. 15.



Pigmentepithelzellen der Retina eines viermonatlichen menschlichen Embryos. (LEITZ, h. Immers. 1/16. Oc. 2.)

In Fig. 16 ist der Entwicklungsgrad der in Osmiumsäure erhärteten Retina eines vortrefflich erhaltenen, viermonatlichen menschlichen Embryos abgebildet. Die Nervenfaser-, Ganglienzellen-, innere granulierte Schicht sind deutlich zu erkennen, ebenso die noch glatte Pigmentschicht. Die übrigen Teile der Retina sind noch nicht differenziert.

Die Entwicklung der sekundären Augenblase geht nun nicht an allen Punkten des Augenhintergrundes gleichmäßig vor sich. Erwähnt wurde schon das allmähliche Vorrücken der Differenzierung vom hinteren Augenpol nach vorn zu. Aber auf diesem Wege bedarf noch die Gegend der Macula lutea oder, allgemein auch für die Tiere gültig, die Gegend der Fovea centralis besonderer Betrachtung. Der vordere Saum

der fertigen Retina, die Gegend der Ora serrata, entwickelt aus dem inneren Blatte der sekundären Augenblase keine concentrische Schichtenfolge, ist somit als eine Bildungshemmung aufzufassen.

§ 7. Die Fovea centralis. Die Fovea centralis retinae ist nach Chievitz' (99) Untersuchungen kein Rest der Augenblasenspalte, wie man früher wohl angenommen hat. Sie sitzt bei der Saatkrähe (Corvus frugilegus 2 mm nach oben und vorn vom Pecten und entsteht bei den Wirbeltieren überhaupt durch das Zusammenwirken zweier Momente: die Erhaltung einer mächtigen Ganglienzellenschicht, wie sie zu einer gewissen Zeit der Entwicklung in der ganzen Retina sich findet, und durch die Dickenabnahme und gleichzeitige Verringerung der Zahl der Schichten im Centrum der Fovea. Dort tritt auch zuerst die Bildung der percipierenden Elemente auf; die Entwicklung der Zapfen und Stäbchen schreitet von der Fovea aus peripher weiter.

Fig. 16.

Senkrechter Schnitt durch die in 1%iger Osmiumsäure direkt nach dem Tode konservierte Retina eines viermonatlichen menschlichen Embryos. *a* Pigmentschicht der Retina, *b* Zellen der unentwickelten Schichten der Retina, *c* innere granulierte Schicht, *d* Ganglienzellenschicht, *e* Nervenfaserschicht.

Erscheinen Stäbchen und Zapfen an einer bestimmten Stelle der Retina, so hört das Flächenwachstum von der betreffenden Stelle aus auf. Die Zahl der Ganglienzellen bleibt, wie schon erwähnt, von einer gewissen Zeit an konstant, während die Zahl der inneren und äußeren Körnerzellen sich noch vermehrt. Die Verringerung der Ganglienzellen in der Raumeinheit hat aber den Zweck, dem Wachstum der äußeren Schichten durch Auseinanderrücken der Zellen in der Ganglienzellenschicht zu folgen. Da aber die Entwicklung der Fovea durch das frühzeitige Erscheinen der Zapfen der übrigen Retina voraufeilt, so nimmt sie an dem weiteren Flächenwachstum derselben nicht teil; das heißt, die Zahl ihrer Ganglienzellen bleibt konstant, während sie sonst auf der ursprünglich vorhandenen Fläche abnimmt.

In der Macula lutea tritt nur central, nicht peripher eine Verlagerung der Ganglienzellen ein. Die eigentliche Fovea hat gar keine Ganglienzellen, die Area selbst dagegen die ursprüngliche Zahl von sechs übereinander geschichteten Ganglienzellen.

§ 8. Lageverschiebungen der Augenblasen. Beide Augenblasen liegen anfänglich in einer Querebene. Die Kommunikation der Hirnhöhle mit der primären Höhle beider Augenblasen ist an einem einzigen Querschnitt durch junge Embryonen zu demonstrieren. Später gehört eine Reihe von Querschnitten dazu. Beim Lachs rückt nämlich der Augenstiel alsbald caudal: diese Verschiebung erwähnt Kollmann (137) beim menschlichen Embryo nicht. Es erfolgt aber bei allen Tieren und beim Menschen

späterhin eine Vorwärtsverschiebung des Opticus und eine nasalwärts gerichtete Wanderung der Augen, die beim Menschen den höchsten Grad erreicht. Einen komplizierten Wanderungsprozess machen die Augen der Plattfische durch. Beim Menschen ist nach Kollmann neben dem nasenwärts gerichteten Vorwärtsgleiten der Augenblasen auch ein Vorrücken nach unten festzustellen. Sie liegen im ersten Monat dem Zwischenhirn an, am Ende des zweiten Monats aber dem Rhinencephalon.

§ 9. **Die Entwicklung der Nervenfasern im N. opticus.** Die Entwicklung des soliden Nervus opticus hat den älteren Embryologen nicht geringe Schwierigkeiten bereitet, die erst durch His beseitigt wurden. Es wandelt sich nämlich der hohle Augenstiel nicht in den soliden Nerven dadurch um, dass die Zellen des Stieles die Fasern liefern. Der Augenstiel wird vielmehr nur als Leitbahn benutzt, auf der die Opticusfasern vordringen. Die Nerven sind, wie His gezeigt hat, faserige Auswüchse der Ganglienzellen; es fragt sich daher, ob im N. opticus Fortsätze der centralen Ganglien des Sehapparates oder Fortsätze der Retinaganglienzellen oder beide Arten zugleich vorkommen. Nach His sind bei menschlichen Embryonen von etwa fünf Wochen (13 mm Länge) die ersten Opticusfasern sichtbar, die von den Zellen der Ganglienzellenschicht ihren Ausgang nehmen. Ramon y Cajal wies bei zehntägigen Hühnerembryonen und bei erwachsenen Vögeln sowohl centrifugal als centripetal gerichtete Nervenfasern in der Retina nach und schließt daraus, dass der N. opticus aus beiden Faserarten zusammengesetzt sei, dass also Nervenfasern von Zellen der Retina zum Hirn und umgekehrt von Ganglienzellen des Hirns zur Retina in der Bahn des N. opticus vorwachsen.

Für eine Reihe von Wirbeltierklassen ist es bis jetzt gelungen, die Anfänge der Nervenfaserbildung im peripheren Teile des N. opticus aufzufinden, sodass unzweifelhaft die centripetalen Fasern zuerst angelegt werden und die Anschauung W. Müller's (48) demgemäß zu Recht besteht.

Nach Keibel (98) erscheinen bei Embryonen von Lacerta muralis und Tropidonotus natrix die ersten Sehnervenfasern peripher, sodass sie wenigstens bei Reptilien centripetal wachsen und wahrscheinlich aus der Retina hervorgehen, wenn ihr Ursprung dort auch nicht direkt nachgewiesen werden konnte. Dasselbe hat dann später, aber unabhängig Froriep für die Selachier nachgewiesen.

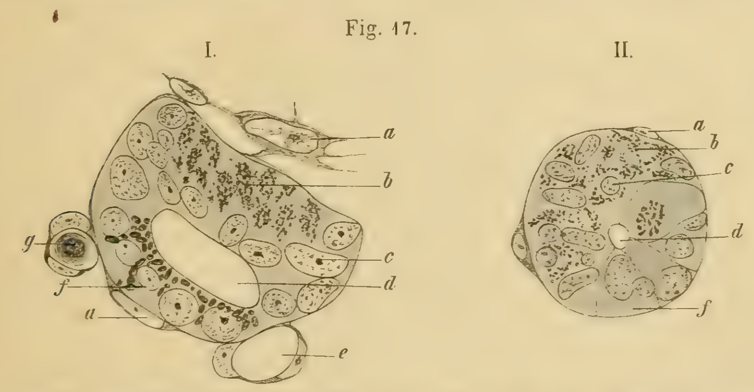
Bei 29 Tage alten Embryonen vom Lachs konnte ich an einem Präparate deutlich nachweisen, dass auch hier peripher am Augenstiele schon Fasern vorhanden sind, wenn der centrale Teil noch keine Nervenfasern enthält.

Dasselbe gelang auch an einem 8 mm langen Embryo von Vespertilio murinus. Der Augenstiel war noch hohl und erstreckte sich durch 32 Sagittal-

schnitte zwischen Hirn und Auge. In den 20 lateralen Schnitten waren ventral Opticusfasern vorhanden, die allmählich an Zahl abnahmen; in den 12 medialen Schnitten fehlten die Fasern.

Mit der Bezeichnung lateral ist der periphere Teil, medial der centrale Teil des in den Sagittalschnitten quergetroffenen Augenstieles gemeint, da bei den Tieren und auch anfänglich bei menschlichen Embryonen die Augen seitlich am Kopfe sitzen. Was den ersten Schnitt anlangt, so liegt er so nahe dem Auge, dass in der dorsalen Wand die auf der Seite der Stielhöhle in den Zellen gelegenen Pigmentkörner noch getroffen sind. In der ventralen Wand haben gruppenweise geordnete Nervenfaserbündel *b* die Zellenkerne gegen das Lumen des Stieles *d* gedrängt. Im zweiten, weiter hirnwärts gelegenen Querschnitt ist die Höhle *d* verkleinert, in der dorsalen

Fig. 17.



I. und II. Querschnitte durch den Opticus eines 8 mm langen Embryos von Vespertilio murinus. I. nahe dem Auge, II. weiter hirnwärts. *a* Mesodermzellen, *b* Nervenfasern in der oralen Wand des Opticusstieles, *c* Zellen der oralen, *f* Zellen der dorsalen Wand des Opticusstieles, *d* Höhle des Opticusstieles, *e* Blutgefäß, *g* kernhaltiges rotes Blutkörperchen in einem Gefäß. (Vergr. Leitz, homog. Immers. 1/16, Oc. 2,)

Wand liegt noch eine Mitose; die Zellen der ventralen Wand enthalten die Gruppen der Nervenfasern; weiter hirnwärts fehlen die Nerven in den Querschnitten. Schnitt II der Fig. 17 zeigt übrigens, wie die ursprünglichen Zellen des Stieles nach Art der Neuroglia zwischen die einzelnen Nervenfaserbündel eingeschoben werden. Beim 8 mm langen Embryo von Vespertilio murinus ist auch das Chiasma vorhanden; bei 9 mm langem Embryo sind die Opticusfasern im ganzen Verlauf zu anastomosierenden Bündeln geordnet und von den gewucherten Epithelien des Augenstieles getrennt. Ein 11 mm langer Embryo zeigte die Fasermasse des Chiasmas bedeutend vermehrt und die Kreuzung derselben in einzelnen Bündeln.

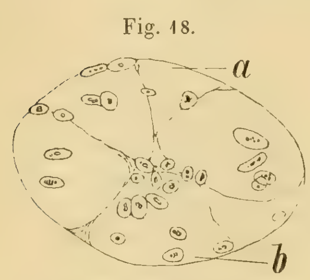
Das geschilderte Verhalten ist an den in Fig. 17 abgebildeten Schnitten in seiner Verschiedenheit dicht am Auge (I) und weiter davon entfernt (II), soweit es sich auf den Nervenfasern enthaltenden Teil des Augenstieles bezieht, zu erkennen. Ein noch weiter in der Nähe des Hirns gelegener

Querschnitt des Augenstieles ist nicht abgebildet worden, da er um diese Zeit doch keine Nervenfasern enthält.

Wann die centrifugal gerichteten Fasern im Opticus auftreten, lässt sich vorläufig nicht bestimmen.

Die Entwicklung des N. opticus geht somit entlang dem anfangs hohlen Augenstiele in folgender Weise vor sich. Glaskörperwärts gerichtete Zellfortsätze der Ganglienzellen der Retina drängen sich ventral in der Gegend des Augenspaltes in die ventrale Zone des Augenstieles und wachsen hirnwärts weiter. Sind die Fasern an der Basis des Hirns bis in die rostrale Gegend der Hypophysis angelangt, so verlassen sie die vorher benutzte Bahn und bilden in verschiedener Weise bei den einzelnen Wirbeltierklassen und -arten das Chiasma nervi optici. Das Chiasma entsteht also später als der N. opticus, ebenso die Einstrahlungen in das Hirn nach der Kreuzung. Vom hinteren Pole des Auges schreitet die Faserbildung der Ganglienzellen nach vorn zu vor; die neugebildeten Fasern ziehen ebenfalls zum Augenstiel, dessen Höhle sie zum Schwund bringen und den sie alsbald auch dorsal durchsetzen. Beim Menschen ist die Höhle des Augenstieles im dritten Embryonalmonat völlig geschwunden. Die zuerst um ein Lumen epithelartig angeordneten Zellen des Augenstieles vermehren sich und legen sich als trennendes Zwischengewebe zwischen die einzelnen Nervenfaserbündel. Da dies bei den Säugetieren früher eintritt als bei den übrigen Wirbeltieren, — namentlich bei Knochenfischen ist der Unterschied sehr augenfällig —, so ist dadurch vielleicht die Verschiedenheit der Kreuzung im Chiasma zu erklären, die bei Säugetieren in einzelnen Bündeln, bei Fischen in toto erfolgt.

Fig. 18.



Schnitt durch den soliden Opticus eines 13 mm langen Embryos von Vespertilio murinus, in den nur die Kerne der Zellen des vormals hohlen Opticusstieles eingezeichnet sind. Die Nervenfasern sind fortgelassen. *a* orale, *b* apicale Seite. Die Arteria hyaloidea liegt oral vom soliden Nervenstamm.

Nach dem Auftreten der Nervenfasern ist auch das Mesoderm an der Peripherie des wachsenden Opticusstammes zu einer anfangs einfachen Scheide verdichtet worden. Die Zellen dieser Scheide wuchern, liefern die einzelnen Opticusscheiden des Erwachsenen und dringen auch mit feinen Zügen als trennende Septen zwischen größere Gruppen von Nervenfaserbündeln ein.

In der Figur 18 ist an einem Querschnitt durch den N. opticus eines 13 mm langen Embryos von Vespertilio murinus unter Weglassung der Nervenfasern die Lage der Gliazellen durch die eingezeichneten Kerne und die Septenbildung des von außen eingedrungenen Bindegewebes dargestellt.

Beim Menschen und den Säugetieren ist ventral dem peripher eingestülpten Opticusstiel die Arteria hyaloidea angelagert, die später völlig

vom N. opticus umwachsen wird. Bei den Tieren mit Pecten- und Campanulabildung rückt die Arteria hyaloidea gar nicht in die Nähe des Opticus, sie tritt vielmehr weiter linsenwärts in den Chorioidalspalt ein. Interessant ist deshalb das Verhalten am Opticus eines 13 mm langen Fledermausembryos (Vespertilio murinus), wo die ventrale Rinne des Opticus fehlte, die sonst zur Aufnahme der Arteria hyaloidea dient. Das Gefäß lag ventral vom soliden Nerven.

Wann die Fasern des N. opticus markhaltig beim Menschen werden, ist nicht mit Sicherheit anzugeben.

§ 10. Die Linse. Die wissenschaftliche Erkenntnis der Linsenbildung geht in ihren ersten Anfängen auf Huschke zurück. Den Wert seiner Entdeckung, dass die äußere Haut sich gegen die Augenblase einstülpe und selbst zu einer Blase abschnüre, kann man nicht hoch genug anschlagen. Denn hierdurch wurde zum erstenmale auf ein Princip hingewiesen, das in der Entwicklung der Organismen eine große Rolle spielt: die Verlagerung von Teilen in das Innere von Organen, die selbst aus einer ganz anderen Anlage hervorgegangen sind. Dem naiven, nicht spekulativen Kopfe musste es rätselhaft erscheinen, wie die Linse, die doch mitten im Auge liegt, durch komplizierte Einstülpungs- und Abschnürungsvorgänge in das Auge hineingeraten sein solle; er konnte auch dafür halten, es sei nicht der Untersuchung wert, ihrer Entstehung nachzugehen, da sie doch höchstwahrscheinlich dort ihren Ursprung genommen habe, wo sie sich später im erwachsenen Tiere vorfand.

Das Verdienst Huschke's (4) wird nicht dadurch geschmälert, dass er aus der ausgestülpten Blase nur die Linsenkapsel entstehen ließ; denn noch hatte die Entdeckung der Zelle durch Schwann (9) die Aufmerksamkeit des Morphologen nicht auf die Bedeutung der Histogenese gelenkt.

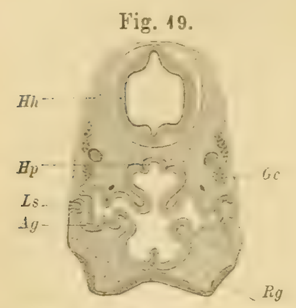
Von der zelligen Anlage der Linse redete als erster C. Vogt (12). Th. Schwann und H. Meyer (20) wiesen die Entstehung der Linsenfasern aus Zellen nach. H. Meyer zeigte außerdem, dass jede Faser einer Zelle entspreche. Von ihm rührt auch die Entdeckung der Kernzone her. Trotzdem Remak nicht die modernen Mittel mikroskopischer Technik zu Gebote standen, so hat er für Fische, Amphibien und Vögel den Vorgang der Linsenbildung doch richtig beschrieben und durch seine Untersuchungen eine allgemeine Übersicht über die Vorgänge der Linsenbildung bei diesen Wirbeltierklassen angebahnt.

Was später hinzugethan wurde, hat die Vorstellungen über die Entwicklung der Linse der Wirbeltiere im einzelnen bereichert; im ganzen jedoch sind die auf jene ersten Entdeckungen gegründeten Anschauungen nicht wesentlich erweitert worden.

Von der Linsenentwicklung beim Menschen liegen vereinzelte Beob-

achtungen von KOELLIKER (76), KESSLER (57), VAN BAMBEKE (65) und HIS (67) vor. Man darf aus den Angaben dieser Autoren wohl den Schluss ziehen, dass die Linse des Menschen in ähnlicher Weise wie bei den Säugetieren sich bilde. Die genaueren Details können jedoch selbstverständlich erst von der Untersuchung eines hinreichend vollständigen menschlichen Materials erwartet werden.

Fig. 19.

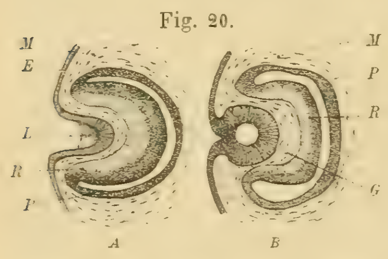


Schnitt durch einen menschlichen Embryo (HIS, Embryo A. 7,5 mm). *Ag* sekundäre Augenblase, *Ls* Linsenanlage, *Hp* Hypophysis, *Hh* Hinterhirn, *Gc* Ganglion ciliare, *Rg* Riechgrube.

Nach HIS findet sich an Embryonen von 5 mm Länge die erste deutliche Spur einer Linsengrube. Die Nackenbeuge ist um diese Zeit schon aufgetreten. Geschlossen ist die Linsenblase noch nicht an 7—7,5 mm langen Früchten, wie die beigegebene Figur 19 nach Tafel IV, Fig. 13 von HIS erläutert. Die Bedeutung dieser Abbildung für die Entstehung der Linse ist unverkennbar; ob alle übrigen Teile, so namentlich der hohle Opticusstiel mit seiner starken Krümmung normalen oder durch die Konservierung veränderten Verhältnissen entsprechen, wird man mit HIS für zweifelhaft halten müssen.

Vor und nach HIS haben VAN BAMBEKE und KOELLIKER vierwöchentliche menschliche Embryonen auf die Linsenentwicklung untersucht. Der reproduzierte KOELLIKER'sche Schnitt, Fig. 20 A, zeigt die Linsengrube noch offen, der VAN BAMBEKE'sche Schnitt, Fig. 20 B, schon geschlossen, nur mit kleiner, trichterförmigen Vertiefung an der ursprünglichen Einstülpungsstelle. Bei dem acht bis neun Wochen alten menschlichen Embryo von 21 mm Scheitelsteißlänge (Fig. 39, p. 48) ist nach KOELLIKER die Faserbildung der Linse schon weit vorgeschritten und die Kernzone ausgebildet.

Fig. 20.



A und *B*. Zwei Schnitte durch die Augenanlage vierwöchentlicher menschlicher Embryonen nach den Modifikationen der Originalfiguren KOELLIKER's und VAN BAMBEKE's in KOLLMANN's Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte.
A. Linsengrube offen. *M* Mesoderm, *E* Ektoderm. *L* Linsengrube. *R* innere, *P* äußere Wand der sekundären Augenblase.
B. Linse in Abschnürung begriffen. *M* Mesoderm, *P* äußere, *R* innere Wand der sekundären Augenblase, *G* Glaskörper.

Während wir somit das embryologische Material vom Menschen noch zu vervollständigen haben, liegen von Säugetieren eine Reihe befriedigender Untersuchungen vor. Die Autoren weichen hier zwar in einigen Punkten voneinander ab. Doch sind die Differenzen, wie an so vielen anderen fertigen oder entstehenden Organen bekannt ist, im wesentlichen darauf zurückzuführen, dass die Linsenentwicklung bei den verschiedenen bis jetzt untersuchten Säugetieren nicht in ganz derselben Weise erfolgt.

Um die Unterschiede in der Linsenbildung der Säugetiere besser würdigen zu können, wird es nötig sein, die Entstehung der Linse bei den übrigen Wirbeltierklassen kurz zu besprechen.

Die Entdeckung REMAK's, dass die Linse des Frosches nur aus der tiefen, unpigmentierten Lage des Ektoderms sich bilde, ist in der Folgezeit oft bestätigt worden, so von LIEBERKÜHN, KESSLER, E. SCHOEBEL und jüngst noch von C. RABL. Nach SCHENK, dem sich in den Hauptpunkten C. K. HOFFMANN anschloss, nimmt bei Teleostiern die Deckschicht des Ektoderms an der Linsenbildung ebenfalls keinen Anteil.

Man kann sich leicht über diese Thatsachen unterrichten. Es fragt sich nun, ob die Bildung der Linse bei den höher stehenden Klassen und bei den tiefer stehenden Selachiern zu einer Zeit vor sich gehe, wo eine Deckschicht des Ektoderms schon ausgebildet ist. Dies ist, wie ich vorweg bemerken will, keineswegs der Fall. Die Selachier besitzen, wie BALFOUR und RABL (138) es abbilden, und wie ich es für diese Gruppe, die Reptilien, Vögel und Säugetiere, aus eigener Anschauung kenne, keine Deckschicht zur Zeit der Linsenbildung. Dass beim Huhn, dem Kaninchen und Meerschweinchen das Ektoderm zur Zeit der Linsenbildung noch einschichtig sei, hatte SCHENK (39) schon früher hervorgehoben. Somit würden die Selachier um diese Zeit jeden Schutzes der Keimschicht des Ektoderms entbehren, die übrigen Anamnier eine nicht abgehobene, schützende äußere Epithelschicht erzeugen, und die Amnioten durch das vor und in der Zeit der Linsenbildung erfolgende Enstehen des Amnions eine Schutzdecke ihres wie bei den Selachiern einschichtigen Ektoderms gewinnen. Es würde also nur bei den Selachiern die Linsenanlage nach außen hin freiliegen, bei den Knochenfischen und Amphibien dagegen durch die Deckschicht des Ektoderms, bei Reptilien, Vögeln und Säugern durch das Amnion geschützt sein.

Selbstverständlich interessiert uns hierbei nur die Feststellung, ob im Beginn der Linsenbildung das Ektoderm einschichtig ist; dass es bei allen Wirbeltieren späterhin zwei- und mehrschichtig wird, gehört nicht hierher.

Das Ektoderm giebt demgemäß bei allen Wirbeltierklassen den Mutterboden für die Linsenentwicklung ab. Die Teleostier und Amphibien bilden sie, trotzdem schon eine Deckschicht vorhanden ist, nur aus der tieferen Keimschicht des Ektoderms. In allen Wirbeltierklassen geht die Linse aus der Keimschicht des Ektoderms hervor, mag eine Deckschicht vorhanden sein wie bei den Teleostiern und Amphibien, oder mag sie fehlen wie bei den Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Selachiern.

Ist durch diese Feststellung eine einheitliche Quelle für die Linse aller Wirbeltierembryonen in der Keimschicht des Ektoderms gefunden worden, so erübrigt es noch, die Frage zu behandeln, ob die Linse bei allen Wirbeltierklassen in gleicher Weise ausgestaltet werde.

Da zeigen sich denn nun nach zwei Richtungen hin Abweichungen.

Die erste dieser Verschiedenheiten betrifft die Form, unter der die Linse vom Ektoderm sich abschnürt; die zweite bezieht sich auf die Art, wie die Zellen der abgeschnürten Anlage in die fertige Linse übernommen werden.

Die Linsenanlage schnürt sich nämlich bei Selachiern und Teleostiern als solide Knospe ab, die erst nachträglich hohl wird; die Linse der übrigen Wirbeltiere stellt schon zur Zeit der Abschnürung ein hohles Bläschen dar. Der alte Streit, ob sich die Linse der Säugetiere als solider Körper abschnüre und erst sekundär aushöhle, ist seit den Arbeiten von Kessler (57) und v. Mihalkovics (51) zu Gunsten der Annahme entschieden worden, dass die Bildung der Säugetierlinse wie der der Amphibien, Reptilien und Vögel durch den allmählichen Schluss einer zuerst flachen Grube zu einem von Anfang an hohlen Bläschen führe. Freilich herrschte bei beiden keine Klarheit darüber, in welcher Weise sich die Grund- oder Keimschicht und die Deckschicht des Ektoderms an der Linsenbildung beteiligen. Die v. Mihalkovics'schen Abbildungen sind nicht bei hinreichend starker Vergrößerung gewonnen. Die Kessler'schen geben zwar das wahre Verhalten, wie ich besonders betone, durchaus getreu wieder, berechtigen aber keineswegs zu der von ihm gegebenen Deutung.

Es handelt sich nämlich hierbei um Eigentümlichkeiten in der Linsenbildung gewisser Säugetiere, die beide Autoren zu der Annahme führten, es liefere die Deckschicht des Ektoderms bei diesen Arten zwar keinen bleibenden, wohl aber einen hinfälligen Teil der Linse. Beim Kaninchen und dem Schafe sind, bevor die Linsenanlage sich abgeschnürt hat, in der flachen Grube Zellenmassen vorhanden, die von Mihalkovics und Kessler als Abkömmlinge der Deckschicht bezeichneten. Um diese Zeit ist aber noch keine Deckschicht des Ektoderms entwickelt (vergl. Fig. 14, p. 16); somit muss diesen Zellen *d*, die der eigentlichen Linsenanlage *l* aufgelagert sind, eine andere Bedeutung zukommen, womit wir uns aber erst bei der Verfolgung der Einzelheiten in der Linsenentwicklung zu beschäftigen haben werden. Bei anderen Säugetieren wie der Maus und, wie es scheint, auch beim Menschen fehlen diese Zellenmassen.

Gelang es uns demgemäß zu zeigen, dass die vorübergehend in der Linsengrube einiger Säugetiere befindlichen Zellmassen nichts mit der Deckschicht des Ektoderms zu thun haben, so wird zwar noch untersucht werden müssen, welche Bedeutung ihnen denn eigentlich zukomme. Es ist aber trotzdem möglich, für die Wirbeltierlinsenentwicklung festzustellen, dass sich in allen Klassen nur die Grund- oder Keimschicht des Ektoderms an der Linsenbildung beteilige, dass die Linse bei den Fischen als solide Wucherung, bei den übrigen Wirbeltieren aber als hohle, gegen die Augenblase gerichtete Einstülpung entstehe.

Neben der Verschiedenheit in der Art der Abschnürung der Zellen des Ektoderms zur ersten soliden oder hohlen Anlage der Linse giebt es noch

eine zweite in der Wirbeltierreihe, die auf die Art der ersten Faserbildung in dem abgeschnürten Linsensäckchen zurückgeht. Die Knochenfische, Amphibien und Reptilien bilden ihre Linse in der Weise aus, dass eine Kugel anfangs nur wenig veränderter Zellen der Hinterwand des Linsensäckchens von Fasern umgeben wird. Bei den übrigen Wirbeltieren ist auch die centrale Masse zu Fasern ausgezogen. Ein eigentlicher Linsenkern fehlt den Selachiern, Vögeln und Säugetieren. Wir werden versuchen, auch diese Verschiedenheit auf ein gemeinsames Princip der Entwicklung zurückzuführen. Wenn aber auch für die Linsenbildung aller Wirbeltiere ein einziger, vielfach variierter Bildungsmodus gefunden sein wird, so bleibt doch die schließliche Form der Linse für jedes Geschöpf etwas so Typisches, dass nicht einmal in der äußeren Gestalt derselben, sondern, wie Rabl kürzlich gefunden hat, von Art zu Art, selbst in der Zahl der die Linse zusammensetzenden Lamellen, die größten Verschiedenheiten sich finden. Die Linsenentwicklung der Wirbeltiere ist also von einem gemeinsamen Ausgangspunkte für jede einzelne Art in spezifischer Weise variiert worden; sie schließt sich somit dem für alle Organe gültigen Bildungsgesetze an, das die Arten zwar ähnlich, aber doch bis in den letzten Winkel der Organisation voneinander verschieden macht.

Ausgedehnte Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Linse stellte C. Rabl an. Schon Balfour hatte hervorgehoben, dass die Linse der Selachier aus einer Verdickung des Epiblasts sich bilde, dass die Linsengrube ungemein flach sei und die Abschnürung der Linse so erfolge, dass in der beinahe kugeligen Zellmasse nur eine sehr kleine, centrale Höhle enthalten sei. Von dieser Höhle berichtet nun Rabl, dass sie nicht aus der Einstülpungshöhle des Epiblasts sich ableite, sondern sekundär erst in der anfangs soliden, abgeschnürten Masse der Linsenanlage entstehe. Es würde sich somit die Höhle der embryonalen Linse bei den Selachiern insoweit von der der übrigen Wirbeltiere unterscheiden, als sie erst allmählich sich vergrößert und dadurch eine äußere Epithellage von der inneren, zu Linsenfasern umgestalteten Zellschicht abgrenzt, während bei den höher stehenden Wirbeltieren die Linsenhöhle sich nach und nach verkleinert und gleich von vornherein das vordere Epithel von den zu Linsenfasern anwachsenden Zellen der hinteren Linsenwand trennt. Bei den Selachiern wird erst durch Umordnung in dem soliden Zellenhaufen der Linse die Höhle erzeugt; schrittweise wächst diese Höhle, um nach Ausbildung ihrer vollen Größe wie bei den übrigen Wirbeltieren durch Anwachsen der Linsenfasern wieder verkleinert zu werden und ganz zu verschwinden.

Bei den jüngsten von Rabl (137) untersuchten Embryonen von Pristiurus mit 45 Urwirbeln ist das Ektoderm einschichtig und in der Gegend der primären Augenblase verdickt. Diese Stelle der Linsenanlage wird

dicker und, obwohl ein flacher Trichter eine kurze Strecke weit in die solide Anlage hineinreicht, als solider Körper vom Ektoderm abgeschnürt. Bei Embryonen von 63 bis 64 Urwirbeln tritt proximal in der soliden, abgeschnürten Linsenanlage ein feiner Spalt auf, der sich nach und nach zu einer Höhle vergrößert. Erst bei Embryonen von 87 Urwirbeln wird das Ektoderm der Augengegend zweischichtig; zugleich beginnt das Wachstum der proximalen Zellen als erstes Zeichen der Linsenfaserbildung.

Auch bei Pristiurus habe ich in einem Stadium, das zwischen der Rabl'schen Fig. 9 und 10 der Taf. 28 (87 und 95 Urwirbel) etwa einzureihen wäre, degenerierte Zellen in der Linsenhöhle gefunden, wie Rabl es von Torpedo in Fig. 1 und 2, Taf. 29 abgebildet und im Texte beschrieben hat.

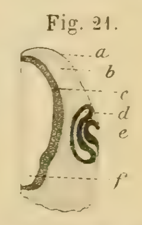
Von der bereits vielseitig studierten Linsenentwicklung bei Knochenfischen führe ich nach eigenen Untersuchungen am Lachs (Salmo salar) folgende Daten an. Die betreffenden Eier wurden bei einer Temperatur von 7—8° C. ausgebrütet. Am 18. Tage erscheint in der Gegend der schon eingestülpten Augenblase, deren Pigmentblatt stark verdünnt und deren inneres Blatt verdickt ist, eine Epithelverdickung in der Keimschicht des Ektoderms. Die Deckschicht des Ektoderms zieht, wie auch bei den späteren Veränderungen, glatt über die Linsenanlage hin. Diese selbst krümmt sich als ein Wulst nach innen zu. Die Peripherie des Wulstes wird von den verlängerten Zellen der ersten Anlage gebildet, und in die Mitte rücken Zellen ein, die von den Rändern des Wulstes hinabgleiten. Dadurch wird der Anschein einer soliden Linsenanlage erzeugt. Achtet man aber auf die Lage der Mitosen, so umgeben sie in einem mehr oder weniger nach dem Grade der eingeleiteten Abschnürung großen Halbkreise den centralen Zellpfropf, der am 20. Tage durch einen feinen Spalt von der proliferierenden peripheren Schicht der Anlage getrennt wird. Nach und nach bis zum 22. oder in anderen Exemplaren auch erst am 23. Tage hat sich die Linse vom Ektoderm abgeschnürt. Die Abschnürung beginnt am rostralen Ende. Liegt hier die Linse schon völlig frei, so hängt sie caudalwärts auf der ventralen Fläche noch mit dem Ektoderm zusammen. Ist die Abschnürung vollendet, so löst sich der eingekeilte Zellpfropf auch von der vorderen Zellschicht ab; die Zellen der hinteren Linsenwand wachsen und bilden eine koncentrisch geschichtete Kugel cubischer Zellen, deren Kerne nach und nach verblassen. Inzwischen wird der Spalt um den eingekeilten Zellpfropf größer. Der Pfropf liegt abgeplattet in einem meniscoidalen Hohlraume zwischen dem vorderen cubischen Linsenepithel und dem vorgewucherten Epithel der hinteren Linsenwand. Die den Zellpfropf bildenden Zellen degenerieren vom 22. Tage an und sind um den 30. Tag völlig verschwunden. Die Degeneration beginnt mit der Ausstoßung des Chromatins aus den Kernen.

Hat sich aus den Zellen der hinteren Linsenwand die koncentrische Kugel gebildet, so fangen die ihr seitlich anliegenden Zellen an, zu Fasern auszuwachsen und in Schichten, die von dem vorderen Linsenepithel steten Nachschub erhalten, sich um sie herumzulegen. Am 35. Tage ist der Spalt der Linse durch die inzwischen gebildeten Fasern zum Schwund gebracht. Eine gefäßhaltige Linsenkapsel tritt nicht auf, wohl die Capsula lentis propria, die hier wie bei allen Wirbeltieren von den Zellen der Linse selbst ausgeschieden wird.

Bei den Amphibien ist wie bei den Knochenfischen zur Zeit der Linsenbildung das Ektoderm zweischichtig. Die pigmentierte Deckschicht zieht aber glatt über die verdickte und später eingestülpte Keimschicht hin. Hier tritt zum erstenmale eine Linsengrube auf, die sich durch Abschnürung zu einer Linsenhöhle schließt. Den Kern der Linse bilden die koncentrisch geschichteten Zellen der hinteren Wand des Linsensäckchens; die Weiterentwicklung erfolgt wie bei den Knochenfischen, indem die Linsenhöhle durch die nach dem hinteren Pole der Linse abgeschobenen, sich vermehrenden und zu Fasern auswachsenden Zellen des vorderen Wandbelags mehr und mehr eingeengt und schließlich aufgehoben wird.

Reptilien und Vögel bilden vor dem Auftreten der ersten Linsenanlage das Amnion aus. Die Deckschicht fehlt dem Ektoderm, wie bei den Selachiern, wenn die typische Verdickung des Ektoderms in der Gegend der Augenblase die Linsenbildung einleitet. Hier tritt also zum erstenmale in leicht zu deutender Form das Typische der Linsenbildung hervor, das bei den niederen Klassen einmal durch das Vorhandensein der Deckschicht, wie bei Teleostiern und Amphibien, oder durch den die eigentliche Linsengrube ausfüllenden Pfropf, wie bei den Fischen überhaupt, schwieriger zu erkennen war.

Fig. 21.



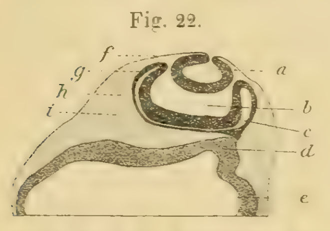
Schnitt durch die Augenanlage eines $2^1/_2$ Tage alten Hühnerembryos. *a* Ektoderm, *b* Mesoderm. *c* Hirnrohr, *d* sekundäre Augenblase, *e* noch offene Linsenanlage (Linsengrube) *f* Hirnhöhle.

Beim Huhn erscheint die Ektodermverdickung am Ende des zweiten Tages. Am Anfange des dritten Tages senkt sich unter steter Vermehrung der in der verdickten Zone gelegenen Zellen das Ektoderm in die Tiefe; die Augenblase erscheint eingestülpt, wie Fig. 21 zeigt, aber nur wenig verschieden in der Mächtigkeit ihrer beiden Blätter, wie bei den Haien; im Gegensatz zu den Teleostiern und Amphibien, wo das äußere Blatt der Augenblase um diese Zeit der Linsenentwicklung sich schon verdünnt hat. An der Figur 21 ist ersichtlich, dass das Wachstum der Zellen auf der dorsalen und ventralen Seite nicht gleichmäßig erfolgt, die Linsengrube ist nicht nach diesen beiden Richtungen symmetrisch gebaut, dorsal tiefer eingeknickt gegen das Ektoderm als ventral. Dies Verhältnis bleibt bestehen, wenn um die 70. Stunde der Bebrütung die Linsenhöhle fast völlig abgeschnürt ist und die Ränder des Ektoderms sich auf der Vorderfläche der

Linsenhöhle beinahe berühren. Ein derartiges Stadium ist in Fig. 22 abgebildet. Die Linsengrube ist bis auf einen kleinen cylindrischen Zugang von der Gestalt eines feinen Stichkanals an der Außenfläche geschlossen. Die Schlussstelle liegt aber oral von der Augen- und Linsenachse. Die Wandungen der Linsenanlage sind noch fast gleich dick; doch sind die proximalen Zellen schon ein wenig verlängert. Das Lumen ist mit einem zarten Gerinnsel ausgefüllt. Die Wandungen der sekundären Augenblase zeigen erst jetzt den bei Fischen und Amphibien schon vorher ausgebildeten Unterschied: die äußere Wand ist verdünnt, die innere verdickt; die Vermehrung der Zellen ist also im äußeren Blatt zurückgeblieben, während sie im inneren Blatt schnelle Fortschritte macht.

Die Abschnürung erfolgt schließlich unter Bildung eines kurzen Stieles, dessen Zellen, wie Kessler gezeigt hat, zu Grunde gehen. Beim Huhn verlängern sich alsdann die Zellen der hinteren Wand ohne besonders nachweisbare Vermehrung zu Linsenfasern, die dann in der bei den früheren Wirbeltierklassen geschilderten Weise von weiteren Lamellen durch die Vermehrung und das Wachstum der Zellen der Vorderwand umgeben werden, den Hohlraum des Linsensäckchens ausfüllen und die Linsenkugel vergrößern.

Fig. 22.



Schnitt durch die Augenanlage eines 70 Stunden alten Hühnerembryos. *a* Linsenhöhle nahe der Abschnürung, im kurzen Stiel ist nur noch eine ganz feine Öffnung, *b* Glaskörperraum, *c* Primäre Augenblasenhöhle, *d* Wand des Augenstieles, *e* Hirnhöhle, *f* Ektoderm, *g* äußere, *h* innere Wand der sekundären Augenblase, *i* Mesoderm. (Vergr. Leitz 2, Oc. 2.)

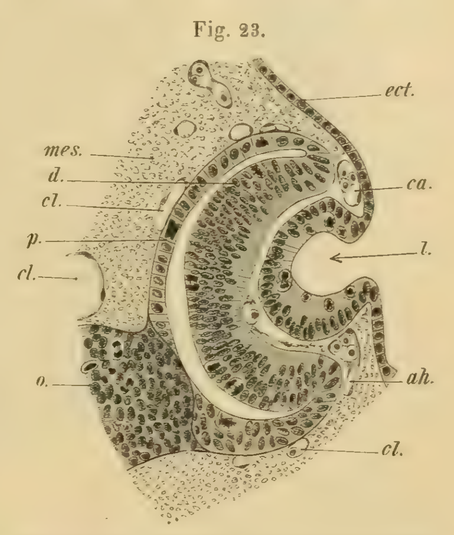
Bei der Nachprüfung der vorliegenden Angaben über die Linsenbildung bei den Säugetieren standen mir, dank der gütigen Zuwendung meines Freundes Oscar Schultze, Schnittserien von Embryonen des Kaninchens, der Maus, des Schweines, einer Fledermaus (Vespertilio murinus) und des Schafes zur Verfügung.

Die Linse der Säugetiere entwickelt sich nicht bei allen Arten gleichmäßig. Zu dem einen Typus, der an den vom Huhn geschilderten erinnert, gehören Mensch, Maus, Schwein, Fledermaus; zum anderen Typus, mit Anklängen an die Verhältnisse bei den Fischen, Kaninchen und Schaf. In der Einleitung zu diesem Abschnitte habe ich schon auseinandergesetzt, dass bei keinem Säugetiere im Beginne der Linsenbildung eine Deckschicht des Ektoderms vorhanden sei. Der bei Kaninchen und Schaf in der Linsengrube befindliche Zellpfropf kann somit nur von der Keim- oder Grundschicht des Ektoderms seinen Ausgang nehmen.

Hier reihen sich einige Angaben über die Linsenbildung verschiedener Säugetiere an, die als Ergänzung unserer Kenntnisse des Vorganges beim Menschen dienen können. An Mäuseembryonen von 6 mm Länge beginnt die Linse sich abzuschnüren. Das Ektoderm ist einschichtig, die Zellen der Linsengrube schon verlängert, die Mitosen an der freien Oberfläche gelegen (Fig. 23).

Bei einem Embryo von 9 mm Länge war die Linse abgeschnürt, die Linsenhöhle stellte eine schmale, halbmondförmige Lücke dar zwischen den zu Fasern ausgewachsenen Zellen der hinteren und dem Epithel der vorderen Linsenwand. Das Epithel der vorderen Wand zeigte immer noch mehrere Kerne in radiärer Richtung; erst später wird es deutlich einschichtig. Das weitere Wachstum der Linse erfolgt durch die Vermehrung und am Ringwulst beginnende Faserbildung der Epithelien der vorderen Wand. Die neuen Fasern legen sich um die vorhandenen in Schichten herum und drängen die älteren von der Wand ab. An der Linse der neugeborenen Maus sind die Fasern der inneren Linsenschichten breiter als die äußeren; bei zehn Tage alten Jungen ist die Zähnelung an den Seiten der centralen Fasern deutlich geworden.

Fig. 23.



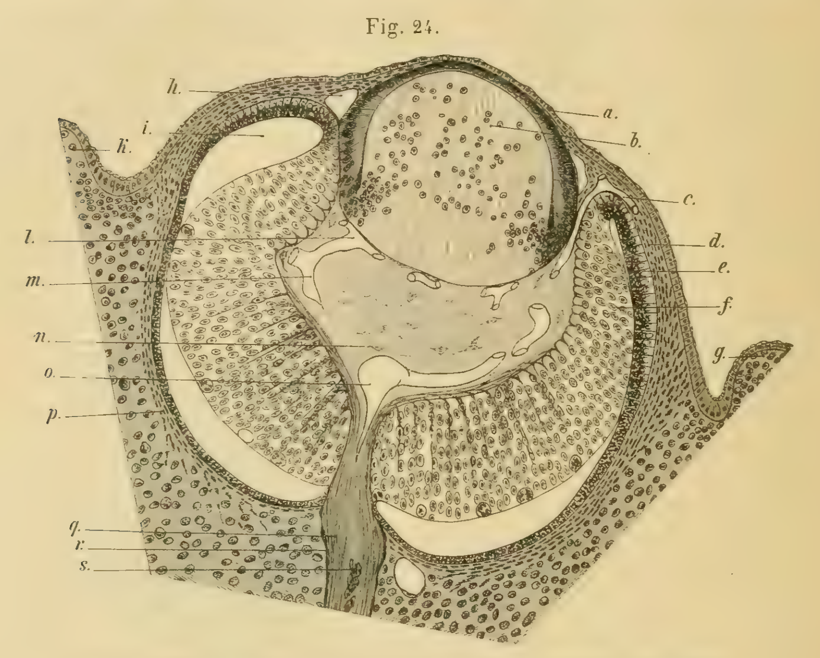
Schnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Mäuseembryos. *ect.* Ektoderm, *ca.* Gefäß in der Gegend der künftigen Iris, *l.* Linsengrube, *ah.* Glaskörpergefäß, *cl.* Gefäße im Mesoderm an der Wand der Augenblase, *mes.* Mesoderm, *d.* distale und *p.* proximale Wand der sekundären Augenblase, *o.* Opticusstiel seitlich im Längsschnitt getroffen. (Vergr. Leitz, Syst. 5, Oc. 2.)

Bei Vespertilio murinus entsteht die Linse in ähnlicher Weise. An einem 6—7 mm langen Embryo ist auf der einen Seite die Linse völlig abgeschnürt, auf der anderen Seite hängt sie in der Gegend der Augenspalte durch einen dicken Zellenpfropf, dem Linsenstiel, noch mit dem Ektoderm zusammen. In der gebogenen breiten Linsenhöhle liegen einige zu Grunde gehende Zellen. Die Bildung der Linsenfasern beginnt durch Verlängerung der Zellen der hinteren Wand, ohne daşs hier Zeichen von Zellteilung aufträten: die vordere Wand des Linsensäckchens ist reich an Mitosen, die niedrigen Zellen liegen dicht gedrängt, ihre Kerne liegen zu mehreren in einem Radius. Die Kerne der verlängerten hinteren Wandzellen liegen an der Basis. Von nun an geht die Faserentwicklung durch Nachschub von dem vorderen Epithel weiter. Bei 7 mm langen Embryonen ist die Linse völlig abgeschnürt, ihre Höhle geschwunden. Alle bis dahin gebildeten Fasern laufen noch fast parallel; ihre Kerne haben sich scheinbar nach vorn zu bewegt, offenbar aber deshalb, weil die Fasern nach beiden Richtungen an Länge zunehmen.

Embryo 8 mm lang. Wie die Figur 24 erläutert, ist um diese Zeit die Linse abgeschnürt, die Linsenhöhle zu einem nur an der Stelle, wo die

Zellen der vorderen Wand sich strecken und zu Fasern verlängern, noch eben als feine Spalte zu erkennen, im übrigen aber durch die verlängerten Zellen der hinteren Wand ausgefüllt. Das Epithel der vorderen Wand ist einschichtig; am Ringwulst, der Zone nämlich, wo die Umbildung zu Fasern

Fig. 24.



Querschnitt durch das Auge eines 8 mm langen Embryos von Vespertilio murinus.
a Ektoderm, *b* Linse, *c* Anastomose von Ciliar- und Glaskörpergefäßen, *d* Mesoderm, Anlage der Sklera und Chorioidea, *e* Pigmentschicht der Retina, *f* die übrigen Schichten der Retina in der Entwicklung, *g* Lidanlage, *h* Ringgefäß in der Gegend der künftigen Iris, *i* Primäre Höhle der Augenblase, *k* Lidanlage, Linsenkapselgefäße, *m* Glaskörper, *n* Zellen und Zellenausläufer im Glaskörper, *o* Arteria hyaloidea, *p* Anlage der Sclera und Chorioidea, *q* Nervus opticus, *r* Scheide des N. opticus, *s* Zellige Reste der Opticushöhle.

beginnt, sind ein bis drei Kerne in einen Radius zusammengeschoben. Alle bis jetzt gebildeten Fasern sitzen der hinteren Linsenwand als parallele Pallisaden auf. Die Linse ist noch kugelig.

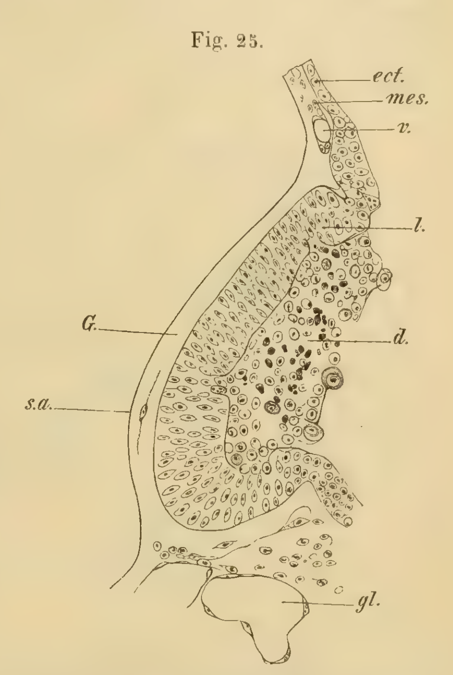
Embryo 13 mm lang. Die Linse ist abgeplattet, und die zuerst der hinteren Wand aufsitzenden Fasern sind durch neugebildete, die vom Ringwulst aus sich in Schichten um die alten legen, abgehoben worden, sodass jetzt die jüngsten Fasern an der Peripherie liegen.

Aus der Linsenentwicklung des Schafes sei das Folgende mitgeteilt. Beim 8 mm langen Embryo (vergl. Fig. 25) ist die Linsengrube äußerst flach, in der Tiefe mit einem Epithel bekleidet, dessen Kerne zu mehreren in jedem Radius hintereinander liegen. An dem Rande der Grube drängt das Ektoderm ebenfalls die Kerne seiner Zellen zusammen, ist aber weiter entfernt einschichtig; eine Deckschicht ist noch nicht vorhanden. Die

Grube wird oberflächlich von Zellen angefüllt, deren Anordnung keine Regelmäßigkeit erkennen lässt. Der Pfropf, den dieselben in der Linsengrube bilden, hängt in unserem Schnitt durch drei Spalten mit dem tieferen Zellenlager der Linsengrube zusammen. Die Zellkerne des Pfropfes machen die Veränderungen durch, die früher von den vergänglichen Zellen der Lachslinse beschrieben wurden. Chromatin tritt aus den Kernen aus und liegt oft als gebogenes Stäbchen in feiner, hyaliner, cylinder- oder kugelförmiger Umhüllung. An der Grenze dieser hinfälligen und der bleibenden Zellen der Linsenanlage liegt die durch Mitosen ausgezeichnete Zellvermehrungsschicht.

Die Linsengrube ist bei 10 mm langen Embryonen in der Abschnürung begriffen. Das Ektoderm ist auch um diese Zeit noch einschichtig. Am Rande der Linsenanlage sind wohl die Kerne der Zellen zusammengedrängt, Mitosen finden sich aber nur an der Oberfläche. In der Linsenanlage hat sich eine Höhle gebildet; distal liegen dicht gedrängt, mit dem Anscheine der Mehrschichtigkeit, die auch in Mitose begriffenen Zellen, die das Epithel der distalen oder vorderen Linsenwand bilden werden; in der Höhle selbst die nach den Seiten weiter gewucherten Zellenreste des Pfropfes. Diese Zellen haben sich von der hinteren Wand gelöst, liegen der vorderen, wo sie schon abgeschnürt ist, an und begrenzen so scheinbar die Höhle der Linse nach vorn zu. Man sieht aber deutlich genug, dass sie sich gegen das bleibende vordere Linsenepithel in einer halbkreisförmigen Linie absetzen; namentlich aber in den ventralen Partien, wo die Abschnürung in der Gegend des Augenspaltes noch nicht vollendet ist, erkennt man, dass diese Zellmasse von den Wänden der hier noch gestielten Linsenblase eingeschlossen wird. Die Zeichen der Degeneration sind auf den Zellpfropf beschränkt und weitergediehen.

Fig. 25.



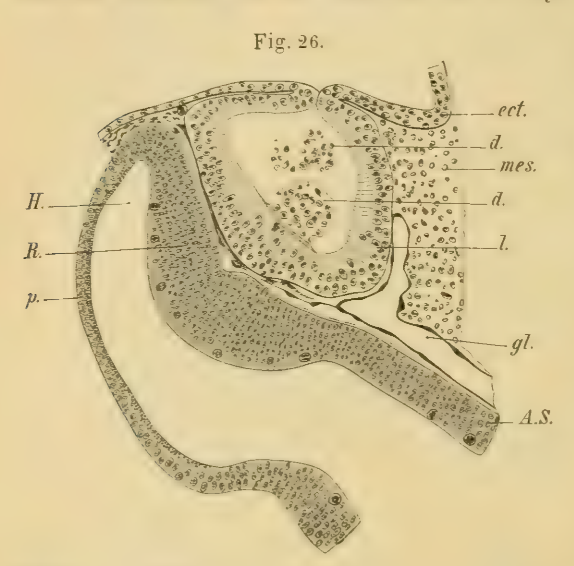
Linsenentwicklung beim Schafembryo. Schnitte durch Linse und Glaskörper eines 8 mm langen Embryos. *ect.* Ektoderm, *mes.* Mesoderm, *v.* Gefäß, *l.* bleibende Zellen der Linsenanlage, *d.* hinfällige Zellen der Linsenanlage, *gl.* Glaskörpergefäß, *G.* Glaskörperraum mit Bindegewebszelle, *s.a.* die distale Grenze der sekundären Augenblase.

Beim 1,4 cm langem Schafembryo ist die Linse völlig abgeschnürt. Das vordere Epithel zeigt gedrängte Kerne, an der hinteren Wand beginnt

die Faserbildung. Die Lichtung der Linsenhöhle ist groß und enthält nur noch wenige Zellenreste. Das Ektoderm ist nunmehr überall zweischichtig geworden.

Beim Kaninchen tritt die Anlage der Linse als eine Ektodermverdickung in der Gegend der Augenblase im Laufe des zehnten Tages auf. Am Beginn des elften Tages ist die Linsengrube fertig und, wie Koelliker dies in Fig. 394 seiner Entwicklungsgeschichte darstellt, auf dem Boden der verdickten Grube mit einer warzenförmigen Auflagerung bedeckt. Die Linse hat sich bei einem von mir untersuchten Embryo von 11 Tagen 17 Stunden und 0,8 cm Länge beinahe völlig abgeschnürt. In ihrer Höhle (vergl. Fig. 26) liegt als Rest der früheren warzenförmigen Erhebung auf der hinteren Wand ein Haufen degenerierter Zellen, deren Auflösung durch die beim Schaf und beim Lachs geschilderte Kernveränderung eingeleitet wird. Nahe der Nahtstelle des Bläschens liegen vereinzelte Zellbruchstücke. Die hintere Linsenwand hat sich verdickt.

Fig. 26.



Schnitt in der Richtung der Augenspalte durch das Auge eines 11 Tage 17 Stunden alten Kaninchenembryos. *A.S.* Augenstiel, *d.* vergängliche Zellen der Linsenanlage, *ect.* Ektoderm, *gl.* Glaskörpergefäß, *H.* die eingebuchtete primäre Höhle der Augenblase, *l.* Linsensäckchen, *mes.* Mesoderm, *p.* Pigmentschicht der Retina mit Beginn der Pigmentablagerung auf der Seite der primären Augenblasenhöhle, *R.* Anlage der Retina.

Später geht der Inhalt der Linsenhöhle ganz zu Grunde. Die Faserbildung beginnt an der hinteren Wand und wird in derselben Weise wie bei anderen Tieren durch Nachrücken der veränderten Zellen der vorderen Wand weiter und zu Ende geführt.

An 1 cm langen Embryonen ist die Linsenhöhle geschwunden und außen eine deutliche hyaline Kapsel abgelagert.

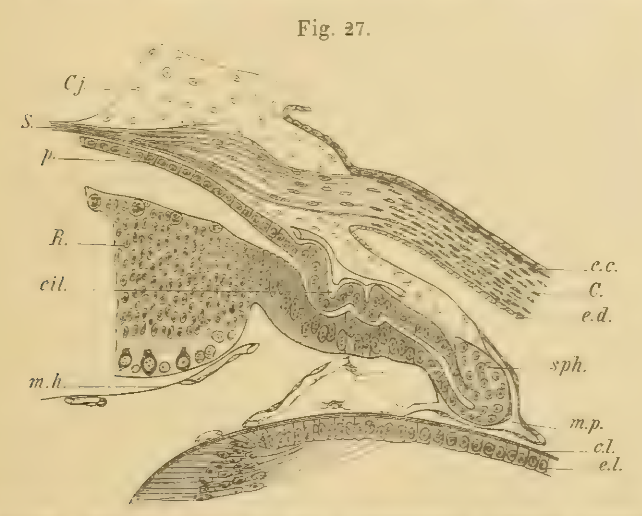
Mit Bezug auf die hyaline, bleibende Kapsel der Linse muss ich der von Koelliker (28), Kessler (57), Keibel (86), Rabl (138) geäußerten Ansicht zustimmen. Diese Kapsel ist ein Bildungsprodukt der Linsenzellen: sie wächst als kernlose Linsenhülle weiter. Beim neugeborenen Jungen der weißen Maus misst sie (Fig. 27, *cl*) vorn ungefähr 2 μ, beim erwachsenen Tiere 9 μ. In derselben Zeit nimmt die Höhe des vorderen Epithels um die Hälfte ab, von 11 μ auf 5,5 μ. Nach Koelliker (28) hat die vordere

Wand der Linsenkapsel beim neugeborenen Menschen einen Durchmesser von ungefähr 8 μ, beim erwachsenen nach J. Arnold (49) bis zu 18 μ. Selbstverständlich muss die Linsenkapsel die Gestaltsveränderungen der Linse während der Entwicklung mitmachen. Die menschliche Linse ist im Vergleich zu der der Tiere während der embryonalen Periode klein und selbst zur Zeit der Geburt noch rund. Die bleibende, bikonvexe Form mit hinterer stärkerer Wölbung bildet sich erst post partum aus.

Bei Entfernung der Linse aus ihrer Kapsel bleibt das vordere Epithel erhalten: so innig ist die Verbindung dieser Zellen mit der Kapsel.

Die vergängliche, blutgefäßhaltige Linsenkapsel stammt vom Mesoderm und wird in einem folgenden Abschnitte noch besonders besprochen werden.

Fig. 27.



Teil eines Schnittes durch die vordere Hälfte des in Flemming'scher Flüssigkeit gehärteten Auges einer zwei Tage alten weißen Maus. *Cj.* Conjunctiva. *ec.* Epithel der Cornea. *C.* Substantia propria corneae. *ed.* Epithel der Descemetischen Membran. *sph.* Anlage des M. sphincter pupillae, *mp.* Membrana pupillaris (in ihr Anastomosen von Glaskörper- und Irisgefäßen). *cl.* die cuticulare Linsenkapsel. *el.* vorderes Epithel der Linse, *mh.* Grenzcontour des abgehobenen Glaskörpers, *cil.* Anlage der Ciliarfortsätze, *R.* Retina *p* Pigmentschicht, *S.* Sclera und Chorioidea. (Vergr. Leitz, 5, Oc. 0.)

Überblickt man die im Vorigen angeführten Untersuchungsergebnisse, so zeigt sich, worauf Mihalkovics, Kessler und Koelliker schon hingewiesen haben, dass die Linse bei allen Wirbeltieren aus der Keimschicht (Grundschicht mancher Autoren) des Ektoderms in der Gegend der Augenblase gebildet wird. Wo eine Deckschicht wie bei den Teleostiern und Amphibien zur Zeit, wenn die Linse sich anlegt, vorhanden ist, bleibt sie durchaus an der Linsenbildung unbeteiligt. Wohl bilden Selachier, Teleostier und manche Säugetiere einen vergänglichen Zellpfropf in der Linsengrube, jedoch ohnedass die Deckschicht hierzu mitwirkte. Schon an der Lagerung der Mitosen, am Auftreten der ersten Andeutung einer Linsenhöhle bei diesen Geschöpfen, an dem Vergehen der Zellen des die eigentliche Linsengrube

schützenden Pfropfes erkennt man, dass die Grundform aller Linsenbildung, die Einstülpung der Ektodermkeimschicht zu einer Linsengrube und die Abschnürung zur Linsenhöhle, überall wiederkehrt. Der Zellpfropf in der Linsengrube ist bei den Selachiern als Schutzorgan gebildet worden, wo noch keine Deckschicht im Ektoderm existierte. Bei den höheren Tieren ist dieser Zellpfropf, wo er sich findet, als eine Rückschlagserscheinung aufzufassen. Überall ist er vergänglich.

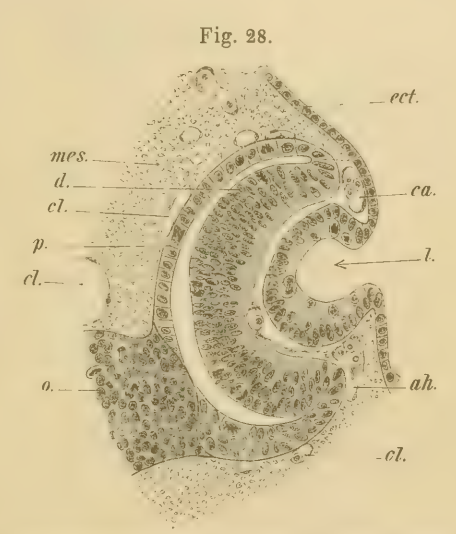
Gelingt es somit, die Linsenbildung der Wirbeltiere in ein einheitliches Schema zu fassen, so ist die Brücke zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen vorläufig nur mit dem nicht so sicheren Material der Hypothese zu schlagen. Man könnte die bekannte Vorstellung, dass die Linse der Wirbeltiere der Augenanlage der Wirbellosen homolog sei, sogar zu begründen versuchen. Denn die Anlage der Linse erfolgt bei den Wirbeltieren in derselben Weise wie die der übrigen Sinnesorgane dieser Tiere und wie die Sinnesorgane der Wirbellosen. Da in der Augenblase der Wirbellosen die Zellen der proximalen Wand der Anlage die Retina liefern, die der distalen aber auf verschiedene Weise eine Linse erzeugen, so würde der Vergleich offenbar an Überzeugungskraft gewinnen, wenn etwas Ähnliches sich an der Linsenanlage der Wirbeltiere vollzöge. Mir scheint dieser Vergleich nicht so ganz aussichtslos zu sein. Denn die abweichende Gestalt des Linsenkernes bei den Fischen und Amphibien, die Anlage jedes Säugetierlinsenkernes, die ohne Zellvermehrung aus den Zellen der hinteren Wand des Linsenbläschens geschieht, sind beides Erscheinungen, die im Verein mit dem allmählich erfolgenden Kernschwund in den centralen Linsenzellen wohl auf ein rudimentäres Organ hinweisen. Die Hauptmasse der Linse wird überall von den Zellen der distalen Linsenwand geliefert. Bei den Wirbeltieren wäre dann die Anlage der Retina, wie sie sich bei den Wirbellosen ausbildet, rudimentär geworden und durch eine Neubildung ersetzt, die freilich in der Ontogenese der Wirbeltiere zeitlich früher auftritt als die vermutete, alte Erbschaft von den Wirbellosen her.

§ 11. Die Regeneration der Linse. Bei den Säugetieren und dem Menschen ist bis jetzt nach Entfernung der Linse keine Regeneration beobachtet worden. Wie aber bei den Wirbellosen nach Entfernung des ganzen Auges ein neues sich bildet, so entsteht auch nach Colucci's Entdeckung, die von **Wolff**, Kochs (132) u. a. bestätigt wurde, bei den Amphibien eine neue Linse, wenn die alte künstlich aus dem Auge enfernt wurde. Beim erwachsenen Triton und Salamander wird die fehlende Linse in folgender Weise regeneriert. Die Zellen der Pars iridica retinae werden pigmentfrei und bilden ein Bläschen. Aus den hinteren, höher gewordenen Zellen dieses Bläschens entwickeln sich Linsenfasern; die neue Linse löst sich von der Iris ab und gelangt in die Pupille.

Da die embryonale Linse vom Ektoderm gebildet wird, so wird die Erscheinung der Linsenregeneration bei Triton insofern von einschneidender Bedeutung, als die Regeneration, soweit die Beobachtung lehrt, von einem anderen Mutterboden ausgeht als dem bei der ersten Entwicklung der Linse im Embryo verwandten. Immerhin zeigen die von FISCHEL angestellten Experimente, dass ausschließlich die obere Irishälfte und nach ihrer Entfernung niemals die untere, sondern dann der vorderste, dem Margo ciliaris entsprechende Abschnitt der Retina die entfernte Linse regeneriere. Vielleicht giebt eine erneute Revision der Entwicklungsvorgänge in der embryonalen Tritonenlinse weiteren Aufschluss in dieser so ungemein wichtigen Frage.

§ 12. **Die Iris.** Die Auffassung der Irisentwicklung wurde durch eine ungefähr gleichzeitige Entdeckung LIEBERKÜHN's und KESSLER's in einer Weise beeinflusst, dass auf diese beiden Autoren unsere heutigen Anschauungen im wesentlichen zurückzuführen sind. Die Iris zerfällt ihrer Entstehung nach in einen epithelialen und mesodermatischen Teil. Bis jetzt war es bekannt, dass der epitheliale Teil die Verlängerung des vorderen Augenblasenrandes darstelle und das anfänglich immer deutlich zweischichtige, hintere Irispigment liefere; ich kann hinzufügen, dass bei Vögeln und Säugetieren auch der M. sphincter pupillae und der M. retractor lentis der Fische aus der Augenblase entstehen. Das Mesoderm liefert nur den bindegewebigen Teil.

Fig. 28.



Schnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Mäuseembryos. *ect.* Ektoderm, *ca.* Gefäß in der Gegend der künftigen Iris, *l.* Linsengrube, *ah.* Glaskörpergefäß, *cl.* Gefäße im Mesoderm an der Wand der Augenblase *mes.* Mesoderm, *d.* distale und *p.* proximale Wand der sekundären Augenblase, *o.* Opticusstiel seitlich im Längsschnitt getroffen. (Vergr. LEITZ, Syst. 5, Oc. 2.)

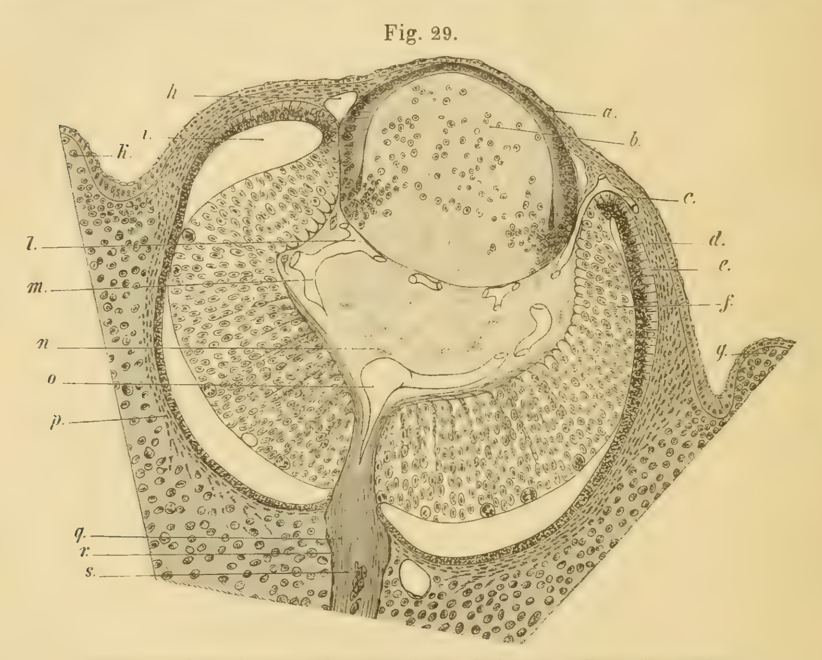
Die niederen Wirbeltiere unterscheiden sich durch eine geringere Entwicklung des Mesoderms gegenüber den Säugetieren; daher lässt sich die Irisentwicklung der Säuger nicht ohne weiteres aus den Befunden bei den vorhergehenden Klassen verstehen. Es fehlt vor allen Dingen eine Mesodermschicht, welche der Linse anliegt und von der Cornea getrennt ist. Die ganze vordere, gefäßhaltige Linsenkapsel und die Membrana pupillaris kommen nur den Säugern zu.

Geht man von frühen Stadien der Säugetierentwicklung aus, etwa dem in Fig. 28 von einem 0,6 cm langen Mäuseembryo dargestellten, so ist

wegen der noch offenen Linsengrube sowohl die Augenblase als das Mesoderm nicht weit gegen das Ektoderm vorgerückt. Aber auch später, wie in dem in Fig. 29 abgebildeten Stadium, im Beginn der Linsenfaserentwicklung, liegt die vordere Linsenwand dem Ektoderm noch zum größten Teil dicht an.

Mittlerweile hat sich das Pigment im äußeren Blatte der sekundären Augenblase entwickelt; der Umschlagsrand der Augenblase ist der Linse näher gerückt. Ungefähr am Äquator der Linse ist ein Ringgefäß vor-

Fig. 29.



Querschnitt durch das Auge eines 8 mm langen Embryos von Vespertilio murinus.
a **Ektoderm,** *b* **Linse,** *c* **Anastomose von Ciliar- und Glaskörpergefäßen,** *d* **Mesoderm, Anlage der Sklera und Chorioidea,** *e* **Pigmentschicht der Retina,** *f* **die übrigen Schichten der Retina in der Entwicklung,** *g* **Lidanlage,** *h* **Ringgefäß in der Gegend der künftigen Iris,** *i* **Primäre Höhle der Augenblase,** *k* **Lidanlage,** *l* **Linsenkapselgefäße,** *m* **Glaskörper,** *n* **Zellen und Zellenausläufer im Glaskörper,** *o* **Arteria hyaloidea,** *p* **Anlage der Sklera und Chorioidea,** *q* **Nervus opticus,** *r* **Scheide des N. opticus,** *s* **Zellige Reste der Opticushöhle.**

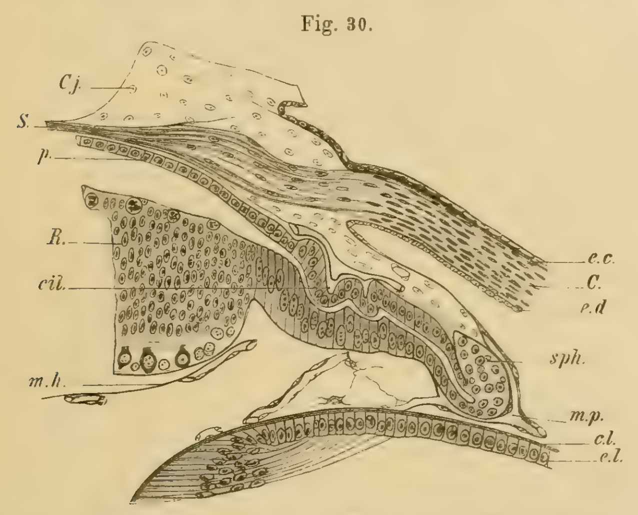
handen, das auch schon in der Fig. 28 (S. 35) sichtbar war. Das Mesoderm schiebt sich keilförmig zugespitzt von dieser Gegend aus zwischen Epidermis und Linse vor und hängt, wie dies auf der rechten Seite der Abbildung sich zeigt, auch mit dem Mesoderm des Glaskörpers zusammen. Schließlich erfolgt vor der Mitte der Linse die Verwachsung des vorwuchernden Mesoderms, das dann die Anlage der Cornea, des bindegewebigen Teiles der Iris und der Pupillarmembran darstellt. Die Linse ist völlig vom Ektoderm durch das Mesoderm abgedrängt. In der vor der Linse herziehenden Lage des Mesoderms entsteht ein Spaltraum, die Anlage der vorderen Augen-

kammer. Gegen das Ektoderm zu liegt jetzt die bindegewebige Anlage der Cornea, linsenwärts die Membrana pupillaris und im Winkel, wo sich diese beiden Teile vereinigen, auf der bis jetzt nur wenig gegen die Linse vorgeschobene Augenblase, der mesodermatische Anteil der Iris.

Von nun an beginnt die Augenblase kräftiger zu wuchern, um ihre Bestandteile in Iris und Ciliarkörper hineinzubringen.

Das äußere Blatt der sekundären Augenblase hat, wie die Fig. 29 erläutert, schon Pigment aufgenommen, das innere hat sich, nachdem es eine Zeit lang durch Streckung verdünnt war, wieder verdickt. Mit dem Ausziehen des Augenblasenrandes gegen den vorderen Linsenpol beginnt das

Fig. 30.



Teil eines Schnittes durch die vordere Hälfte des in Flemming'scher Flüssigkeit gehärteten Auges einer zwei Tage alten weißen Maus. *Cj.* Conjunctiva, *ec.* Epithel der Cornea, *C.* Substantia propria corneae, *ed.* Epithel der Descemetischen Membran, *sph.* Anlage des M. sphincter pupillae, *mp.* Membrana pupillaris (in ihr Anastomosen von Glaskörper- und Irisgefäßen). *cl.* die cuticulare Linsenkapsel, *el.* vorderes Epithel der Linse, *mh.* Grenzcontour des abgehobenen Glaskörpers, *cil.* Anlage der Ciliarfortsätze, *R.* Retina, *p* Pigmentschicht, *S.* Sclera und Chorioidea. (Vergr. Leitz, 5, Oc. 0.)

Pigment von dem äußeren Blatt auch auf das innere eine Strecke weit überzugreifen.

Das Übergreifen der Pigmentierung am Umschlagsrande der Augenblase vom äußeren Blatte auf das innere geht zu verschiedenen Zeiten bei verschiedenen Tieren vor sich. Beim Lachs sind nur wenige Zellen dicht am Pupillarrande in der inneren Lamelle pigmenthaltig geworden zu einer Zeit (100 Tage alt), wo die Augen schon lichtempfindlich sind. Bei Tritonen bleibt die innere Lamelle vom Umschlagsrande aus zeitlebens pigmentfrei.

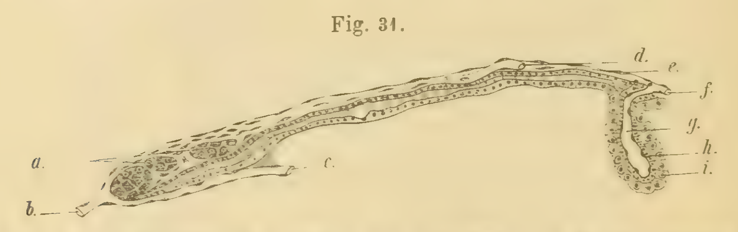
Fig. 30 stellt ein Stadium dar, das die Bedeutung des vorderen Augenblasenrandes für die Irisbildung zu erklären geeignet erscheint. Pigment ist nicht eingezeichnet, weil das Präparat von einer zwei Tage alten weißen Maus genommen ist.

Die Zellen der äußeren Augenblasenwand sind niedrig, soweit sie in das Gebiet der schon ziemlich weit entwickelten Retina gehören; nach vorn zu werden sie höher. Im Präparat, das nicht ganz im Längsverlauf der entstehenden Ciliarfortsätze geschnitten ist, finden sich zwei Einbuchtungen, in die Blutgefäße hineinragen. Weiter gegen die Pupille zu nimmt die Höhe der Zellen wieder ab, bis der äußerste Rand mit einer kolbigen und etwas rückwärts überhängenden Verdickung in die innere Lamelle der Augenblase überleitet. Das Epithel dieser Lamelle wird gegen die Retina zu höher und folgt an den Stellen, wo die Ciliarfortsätze schon in der äußeren Lamelle angedeutet sind, den Einbuchtungen nicht.

Diesem von der Augenblase gelieferten Material liegt ein lockeres Bindegewebe auf, das sich nach rückwärts in die äußeren Augenhäute und von dem Winkel aus, wo nach außen und vorn die Cornea abgeht, in das Epithel der Membrana Descemetii fortsetzt.

Von der Glaskörpergegend her zieht ein Blutgefäß, das sich mit einem der Iris aufgelagerten vereinigt und so die Versorgung der Membrana pupillaris aus der Arteria hyaloidea und den Ciliar-(Iris-)arterien demonstriert.

Fig. 31.



Schnitt durch Iris und Ciliarkörper einer 10 Tage alten weißen Maus. *a* Musculus sphincter pupillae. *b* Blutgefäß der Pupillarmembran, dessen einer zuführender Ast *c* von den Linsengefäßen abgeschnitten ist. *d* Gefäß der Iris. *e* Bindegewebe der Iris, *f* Ciliargefäß, *g* Bindegewebe und Gefäß. *h* inneres *i* äußeres Epithel des Ciliarfortsatzes. (Vergr. Leitz, 5, Oc. 0.)

Bei einer 10 Tage alten weißen Maus hat sich die Iris bedeutend verlängert (vergl. Fig. 31); die Ciliarfortsätze sind weit ausgebuchtet und enthalten Blutgefäße. Der epitheliale Irisbelag auf der Rückfläche ist abgeplattet; die Zellen der beiden Lagen haben durch den in Fig. 30 sie noch trennenden Raum anastomosierende Fortsätze getrieben. Die Zahl der Zellen ist vermehrt, ihre Größe hat abgenommen. Der kolbige Fortsatz am freien Rande hat sich abgelöst und ist durch das Mesoderm auf der Außenfläche der Iris in drei Abteilungen gesondert, die die Bündel des M. sphincter iridis darstellen. Andere glatte Muskeln, wie M. dilatator pupillae, M. ciliaris sind um diese Zeit noch nicht vorhanden.

Beim Menschen ist das in Fig. 31 von der neugeborenen weißen Maus dargestellte Stadium im fünften Schwangerschaftsmonat ausgebildet. Der M. sphincter pupillae ist vorhanden. Im Stroma der Iris ist noch kein Pigment abgelagert. Wohl aber enthalten beide Blätter der Augenblase,

welche die Iris auf ihrer Innenfläche überziehen, Pigment in allen ihren Zellen wie das echte Retinaepithel. Auch der M. sphincter pupillae ist um diese Zeit noch pigmenthaltig. Erst später schwinden die Pigmentkörnchen aus seinen glatten Muskelfasern, die von den pigmentierten vorderen Zellen am freien Augenblasenrande abstammen. Beim 13 Tage alten Kaninchen findet sich die Entwicklung auf derselben Höhe wie beim fünfmonatlichen menschlichen Embryo. Beide Lagen des hinteren Irispigmentes sind vorhanden und der M. sphincter pupillae ebenfalls; seine Fasern sind noch pigmenthaltig. Die tiefere Lage der hinteren Irispigmentschicht geht in das pigmentierte Retinaepithel über; die oberflächliche Pigmentschicht hinter der Iris verliert auf der Höhe der Ciliarfortsätze ihr Pigment. Im Stroma der Iris führen die Bindegewebszellen wie die der Chorioidea um diese Zeit beim Kaninchen schon Pigment. Die hinteren Längsfalten der Iris, die beim erwachsenen Menschen und den Säugetieren in der Flucht der Ciliarfortsätze, nur zahlreicher als diese, gegen die Pupille hinziehen, fehlen; die ganze Iris ist auf beiden Flächen glatt. Somit wird die Bildung der Teile bei normalen, nicht albinotischen Säugern durch das Auftreten von Pigment in den beiden der Iris anliegenden Wänden der Augenblase kompliziert. Aus dem M. sphincter pupillae wird es erst später wieder resorbiert.

Die Gestalt der Iris wird durch die Wachstumsrichtung der Augenblase und bei den Säugern außerdem noch durch die Bildung und das Vergehen der Pupillarmembran bedingt.

Das Stroma der Iris stammt vom Mesoderm, die doppelte Lage des hinteren Irispigmentes von der Augenblase. Von den Muskeln der Iris hat bis jetzt der M. sphincter pupillae von den vorderen Zellen des freien Augenblasenrandes abgeleitet werden können. Es bleibt noch zu untersuchen, ob auch der M. dilatator pupillae sowie der Accommodationsmuskel aus der Augenblase sich entwickeln.

§ 13. Die Membrana pupillaris ist von Wachendorf im Jahre 1738 entdeckt, später durch Haller, Albin, Zinn und Rudolphi, am genauesten durch Henle (3) und J. Müller beschrieben worden.

Solange die Linse noch nicht abgeschnürt ist, fehlt selbstverständlich eine Membrana pupillaris, und sobald das Mesoderm von den Rändern und aus dem Glaskörperraum her weit genug vorgewachsen ist, bildet sie mit der gefäßhaltigen Linsenkapsel eine Schale, die die Linse umschließt, der vorn das Ektoderm aufliegt, und die über den Umschlagsrand der sekundären Augenblase sich in das um das Auge herumgelagerte Mesoderm fortsetzt. Bei Säugetieren und dem Menschen scheidet sich durch Vermehrung und Spaltbildung ihr Zellenmaterial in den bindegewebigen Teil der Cornea und in die Pupillarmembran. Derartige Spaltbildungen kommen im Bindegewebe vielfach vor; am leichtesten ist ihre Bildung bei der Entstehung

der Hautlymphsäcke der ungeschwänzten Batrachier zu verfolgen. Aber auch die Gelenkspalten entstehen auf dieselbe Weise, ebenso die perilymphatischen Räume im Ohre, die Spaltbildung zwischen den Hirnhäuten und die der Tenon'schen Kapsel.

Bei niederen Wirbeltieren tritt diese Sonderung nicht auf; eine Pupillarmembran fehlt; das ganze Mesoderm wird zur Cornea und schiebt sich erst später mit der vorwachsenden Augenblase bis zum Pupillarrande als das Mesoderm der Iris vor.

Wächst bei den Säugetieren und dem Menschen die Augenblase linsenwärts weiter, so wird die Pupillarmembran peripher auseinander gedrängt und liefert, soweit die Augenblase reicht, vorn das Stroma der Iris; hinter der Iris stellt sie die Vereinigung der gefäßhaltigen, bindegewebigen Linsenkapsel mit der Pupillarmembran dar, als welche sie in der centralen, nach und nach eingeengten Lücke der Iris vor der Linse eingespannt ist.

Werden die Verzweigungen der Arteria hyaloidea an der gefäßhaltigen Linsenkapsel resorbiert, so schwinden die Elemente der Linsenkapsel, soweit sie hinter der Iris gelegen sind; die vor der Iris befindlichen können dagegen, worauf schon O. Schultze (114) hingewiesen hat, als Membrana pupillaris persistieren, da sie aus den Ciliararterien ihr Blut erhalten und nach rückwärts in die Linsenkapsel kein venöser Abfluss vorgesehen ist: alles Blut der Linsenkapsel und der Pupillarmembran fließt vielmehr durch die Venen der Iris ab. Beim normalen Gange der Entwicklung wird die Pupillarmembran von der Mitte aus resorbiert. Sie verschwindet bis zu der Stelle, wohin die Augenblase vorgedrungen ist, und erzeugt auf diese Weise die Pupille. Nach dem Schwund der Pupillarmembran kann der pigmentierte Umschlagsrand der Augenblase bei den Tieren in verschieden hohem Grade noch den freien Rand der Pupille überziehen.

Beim Menschen ist die Pupillarmembran im dritten bis vierten Monat schon vorhanden, im achten Monat noch erhalten; vor der Geburt ist sie gewöhnlich resorbiert. Bei den blindgeborenen Jungen der Säugetiere kann die Pupillarmembran noch deutlich nachgewiesen werden; sie geht erst zur Zeit, wenn die Lidspalte sich öffnet, verloren. Wie Fig. 31 zeigt, ist sie bei der 10 Tage alten und bis dahin noch blinden Maus nicht geschwunden.

§ 14. Die Ciliarfortsätze. Das erste Auftreten der Ciliarfortsätze findet man in Fig. 30 (S. 37) von der weißen Maus dargestellt. Während vorher das äußere Blatt der sekundären Augenblase dem Mesoderm glatt anlag, hat es um diese Zeit (2 Tage altes Tierchen) niedrige Ausbuchtungen entwickelt, in die schon Blutgefäße hineinragen. Erst später folgt, wie Fig. 31 erläutert, die innere Wand der sekundären Augenblase diesen welligen Erhebungen der äußeren Wand. Was die Pigmentierung der Teile anlangt, so ist nur das äußere Blatt, das den Blutgefäßen der Pro-

cessus ciliares zunächst liegt, pigmentiert, das innere, dem Glaskörper zugewandte, dagegen nicht.

Beim fünfmonatlichen menschlichen Embryo sind die Processus ciliares schon vorhanden; sie stehen dichter als beim Erwachsenen; auf denselben Raum, den drei im Auge des Erwachsenen einnehmen, kommen sieben beim fünfmonatlichen Embryo. Die Zahl derselben nimmt also nicht weiter zu, wohl aber ihre Länge.

Die Entstehung der Processus ciliares bedingt eine große Oberflächenvergrößerung und erlaubt somit den Blutgefäßen, die in die Fortsätze eindringen, eine stärkere Entfaltung.

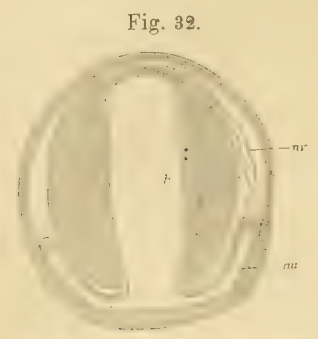
§ 15. Die Zonula Zinii ist eine Differenzierung im Bereiche der vorderen Glaskörperzellen. Es hat zwar in neuerer Zeit nicht an Stimmen gefehlt, welche, wie SCHÖN (126), die Zonulafasern von den verlängerten Zellen des Ciliarepithels ableiten wollen. Da aber SCHÖN nur an Kindern und Erwachsenen seine Untersuchungen angestellt hat, so ist ihm natürlich auch die Entstehung der Zonula entgangen. Irrig sind auch seine Vorstellungen über das Pigment der Iris. Ich habe bei 13 Tage alten Kaninchen die Zonulafasern als zu echten Bindegewebszellen gehörig erkennen können, die ebensowohl gegen die Linsenkapsel als gegen die unpigmentierten Zellen der Ciliarfortsätze mit pinselartigen, feinen Ausläufern gerichtet waren. Das Epithel der Ciliarfortsätze war dabei ganz glatt. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass es später unter dem Zuge der Zonulafasern an den Insertionsstellen derselben spitz ausgezogen wird.

Somit ist die alte Vorstellung von IWANOFF und LIEBERKÜHN über die Natur der Zonulafasern durch die neueren Untersuchungen nicht erschüttert worden. Von meiner Seite kann ich sie nur durchaus bestätigen; ebenso, dass die erste Anlage der Fasern schon erscheint, bevor die Gefäße der Linsenkapsel resorbiert sind, wie LIEBERKÜHN dies im Gegensatze zu IWANOFF behauptet hat. Bei fünf Tage alten Kaninchen ist beides, Zonulafasern und vascularisierte Linsenkapsel, vorhanden. Sobald die Zonula Zinnii sich entwickelt hat, ist der Glaskörperraum gegen die Lymphräume des vorderen Bulbusabschnittes abgeschlossen. Da ungefähr gleichzeitig die Pupillarmembran geschwunden ist, so wird um diese Zeit auch die Kommunikation der vorderen mit der hinteren Augenkammer hergestellt. Dies erfolgt beim Menschen vor, bei den blindgeborenen Säugetieren erst nach der Geburt.

§ 16. Die Beteiligung des Mesoderms am Aufbau des Auges. Die Entwicklung des Bulbus mit Ausnahme von Retina und Linse geht vom Mesoderm aus und zwar aus einer Anlage, die primär die Cornea, die Sclera, den bindegewebigen Teil der Iris, der Chorioidea und den Glaskörper als ein zusammenhängendes Ganzes darstellt, woraus erst später die

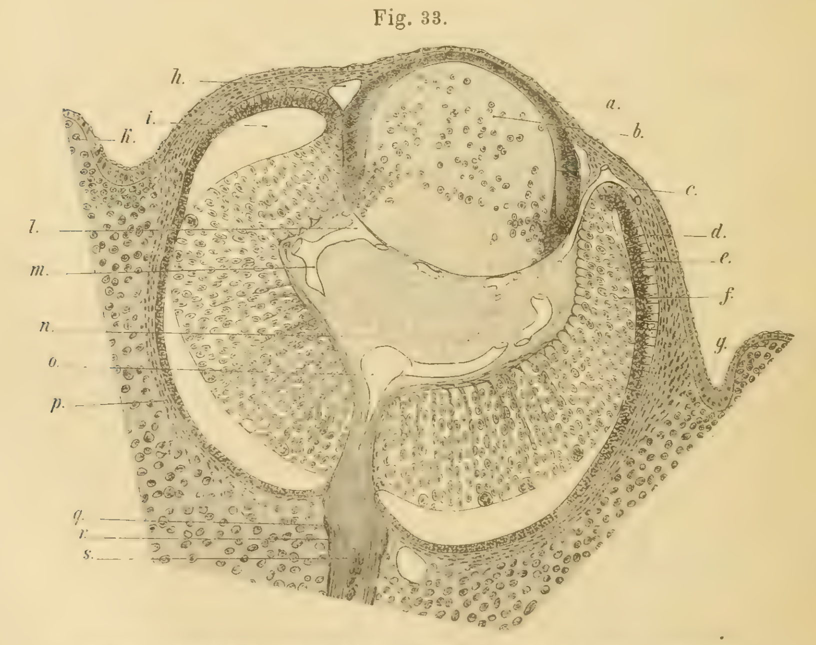
einzelnen Teile örtlich differenziert werden. Denkt man sich die sekundäre Augenblase mit dem Augenspalt und der vorn eingesenkten Linse wie ein Thonmodell von einem Gypsbrei umgossen, so würde die von dem Modell abnehmbare Hohlform ein Bild des Mesoderms abgeben, an dem durch den Augenspalt, von den Rändern der Linse her, an dem Umschlagsrand der äußeren Augenblasenwand in die innere das Mesoderm kontinuierlich zusammenhängt. Die äußeren Teile liefern durch lokale Differenzierung Cornea und Sclera, Chorioides und Iris, die inneren nach Schluss des Augenspaltes und Heranrücken der Augenblase an die Linse den von den letztgenannten Teilen eingeschlossenen Glaskörper. Vor der Linse entstehen dann durch Spaltbildungen im Mesoderm die vordere und die hintere Augenkammer, die eine zeitlang noch durch die Pupillarmembran vonein-

Fig. 32.



Schnitt durch den Kopf eines sechs Tage alten Embryos von Petromyzon Planeri. *au* Augenblase, *h* Hirn, *nv* Nerv. Zellen nur rechts eingezeichnet. (Nach KUPFFER, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35, 1890.)

Fig. 33.

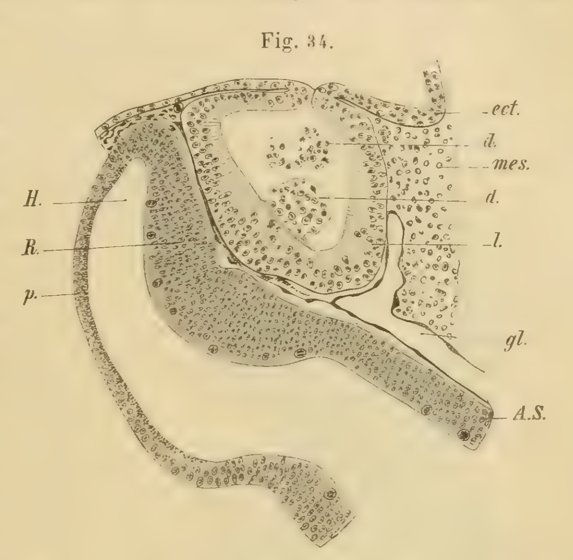


Querschnitt durch das Auge eines 8 mm langen Embryos von Vespertilio murinus.
a Ektoderm, *b* Linse, *c* Anastomose von Ciliar- und Glaskörpergefäßen, *d* Mesoderm, Anlage der Sklera und Chorioidea. *e* Pigmentschicht der Retina. *f* die übrigen Schichten der Retina in der Entwicklung, *g* Lidanlage. *h* Ringgefäß in der Gegend der kunftigen Iris, *i* Primäre Höhle der Augenblase. *k* Lidanlage, *l* Linsenkapselgefäße. *m* Glaskörper, *n* Zellen und Zellenausläufer im Glaskörper, *o* Arteria hyaloidea. *p* Anlage der Sclera und Chorioidea. *q* Nervus opticus. *r* Scheide des N. opticus, *s* Zellige Reste der Opticushöhle.

ander getrennt bleiben; das Mesoderm in der nächsten Umgebung der Linse verdichtet sich zur gefäßhaltigen und, wie die Pupillarmembran, vergänglichen Linsenkapsel.

§ 17. Das Mesoderm bis zum Schlusse des Augenspaltes. Zur Zeit, wo die Augenblase aus dem Gehirn gegen das Ektoderm vorrückt, ist das Mesoderm des Kopfes noch ungemein spärlich entwickelt, und der Scheitelpunkt der Augenblase liegt, sobald er so weit vorgedrungen ist, dem Ektoderm direkt an (Fig. 32). Das Mesoderm wächst bei den verschiedenen Wirbeltieren zwischen Linse und Augenblase bald früher bald später hinein, bei Fischen und Vögeln später als bei Säugern. Aber bei allen sind in den ersten Stadien zwischen der Linsenanlage und der eingestülpten Augenblase nur wenige Zellen vorhanden; auch gegen die Abschnürungstelle des Linsenstieles rückt das Mesoderm langsam vor, sodass, wie die Fig. 33 erläutert, noch bei 8 mm langen Fledermausembryonen, bei denen die Linsenfaserbildung schon begonnen hat, der Scheitel der Linse direkt dem Ektoderm anliegt. Anders verhält es sich in der Gegend des Augenspaltes. Man vergleiche hierzu die Figur 34 von einem 11 Tage 17 Stunden alten Kaninchenembryo. Im Schnitt ist die spätere Arteria hyaloidea im Augenspalt getroffen. Die Linse ist eben in der Abschnürung begriffen. An den Linsenstiel reicht das Mesoderm nicht heran. Vom Augenspalt her ziehen sich Bindegewebszellen zwischen Linsenanlage und sekundärer Augenblase hindurch. Der Glaskörperraum ist ein noch ganz enger Spalt. Schnitte, die nicht in der Richtung des Augenspaltes verlaufen, enthalten um diese Zeit wenig oder gar keine Zellen. Sehr zellenarm ist anfänglich der Glaskörperraum bei den Selachiern. Wie auch von Rabl hervorgehoben wurde, ist bei diesen Tieren die Linse schon abgeschnürt,

Fig. 34.



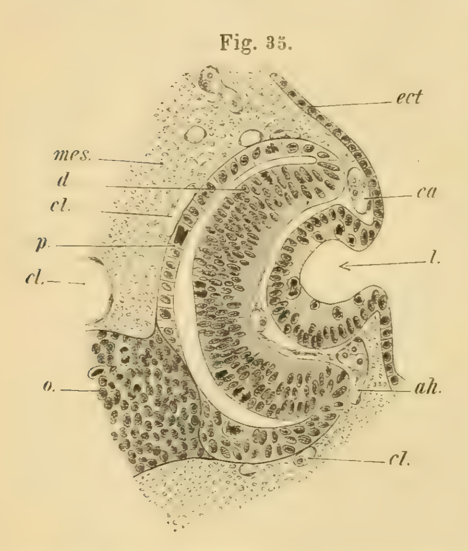
Schnitt in der Richtung der Augenspalte durch das Auge eines 11 Tage 17 Stunden alten Kaninchenembryos. *A.S.* Augenstiel, *d.* vergängliche Zellen der Linsenanlage, *ect.* Ektoderm, *gl.* Glaskörpergefäß, *H.* die eingebuchtete primäre Höhle der Augenblase, *l.* Linsensäckchen, *mes.* Mesoderm, *p.* Pigmentschicht der Retina mit Beginn der Pigmentablagerung auf der Seite der primären Augenblasenhöhle, *R.* Anlage der Retina.

der Glaskörperraum vertieft, und nur im Augenspalt sind Bindegewebszellen zu finden, obschon die Linse von einer Haut umgeben wird, die sich in den Glaskörper und in das Bindegewebe um die Augenblase herum verfolgen lässt.

Das Bindegewebe und mit ihm die Blutgefäße dringen somit erst sekundär vom Rande der Linse und vom Augenspalt her vor. Hat sich der Augenspalt geschlossen, so steht bis zu einer sehr späten Zeit der Entwicklung der Glaskörper durch das Bindegewebe um die Linse herum mit dem übrigen Mesoderm noch in Verbindung.

§ 18. Die Entwicklung des Glaskörpers. Die erste richtige Vorstellung über die Entwicklung des Glaskörpers ist auf Schöler (18) zurückzuführen. Koelliker und Lieberkühn bekämpften mit beweisenden Gründen die hier und da aufgetauchte Meinung, der Glaskörper sei ein Transsudat; er ist in der That eine Bindesubstanz.

Fig. 35.



Schnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Mäuseembryo. *ect.* Ektoderm, *ca.* Gefäß in der Gegend der kunftigen Iris, *l.* Linsengrube, *ah.* Glaskörpergefäß, *cl.* Gefäße im Mesoderm an der Wand der Augenblase, *mes.* Mesoderm, *d.* distale und *p.* proximale Wand der sekundären Augenblase, *o.* Opticusstiel seitlich im Längsschnitt getroffen. (Vergr. Leitz, Syst. 5. Oc. 2.)

Die Ableugnung von Bindegewebszellen im Glaskörperraum von seiten Kessler's ist nicht zutreffend. Es ist freilich auffallend, wie wenig Zellen sich anfänglich zwischen Linse und sekundärer Augenblase finden; aber sie sind vorhanden, und die in den konservierten Präparaten vorhandenen Netze unterscheiden sich der Form nach von denen, die in der geronnenen Cerebrospinalflüssigkeit sich finden. Die Gerinnungsfiguren in der sekundären Augenblase und in den Hirnventrikeln erinnern an ausgepinselte Schnitte durch Lymphdrüsen ohne die eingelagerten Zellkerne. Die Netze im eben entstehenden Glaskörperraum sind viel feiner und enthalten wirklich Zellen, deren Ausläufer gut zu erkennen sind. Der Glaskörper führt schon an 8 mm langen Schafembryonen, also vor der Zeit, wo sie Kessler auf Grundlage seiner Figur 83 noch leugnet, deutliche Bindegewebszellen; am 1 cm langen Schafembryo ist der Glaskörper schon vascularisiert, seine Ausdehnung, d. h. die Entfernung der Linse von der sekundären Augenblase aber nicht größer geworden und bei 1,4 cm langen Embryonen nur wenig gewachsen, obschon die Vascularisation fortgeschritten ist.

Bei der Maus von 0,6 mm Länge mit offener Linsengrube sind schon Glaskörperzellen und eindringende Gefäße vorhanden. Der Glaskörperraum ist ein enger Spalt (vergl. Fig. 35), der sich erst allmählich zu seiner vollen Tiefe entwickelt.

Das Aussehen des Glaskörperraumes wird mit der fortschreitenden Entwicklung beständig verändert. Abgesehen von den entstehenden und wieder vergehenden Gefäßen, die ihm selbstverständlich zu verschiedenen Zeiten ein verschiedenes Aussehen geben, ist seine Ausdehnung, sein Gehalt an Zellen und an gerinnbarer Substanz variabel.

Der Glaskörperraum erweitert sich, wie ein Vergleich der Figuren 35 (S. 44) und 36 ohne weiteres ergiebt, mit dem Wachstum des ganzen Auges. Es ist aber keine passive Dehnung, dem er seine Vergrößerung verdankt; die Zahl seiner Zellen nimmt zu; Mitosen sind nachweisbar. Auch die Deutlichkeit der Netze, die man an Schnittpräparaten zu Gesichte bekommt, wächst. In den Knotenpunkten dieser Netze liegen die Glaskörperzellen (Fig. 33, S. 42). Die periphere Schicht ist zur Membrana hyaloidea verdichtet. Diese Membrana hyaloidea hängt mit der gefäßhaltigen Linsenkapsel kontinuierlich zusammen (siehe Fig. 37), und erst wenn die Linsenkapsel zurückgebildet ist und mit ihr alle Gefäße geschwunden, die in ihr und im Glaskörperraume verliefen, ist der Glaskörper völlig abgeschlossen; freilich nicht eher, als bis die Zonula Zinnii sich zu dem circulären Lymphraume in der Gegend des Äquators der Linse entwickelt hat.

Fig. 36.

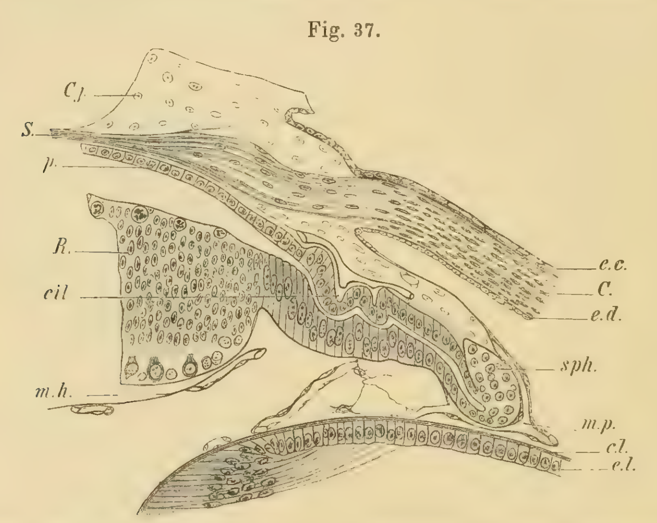
Schnitt durch das Auge eines beinahe ausgetragenen Mäusefötus. *a.* Anlage einer Cilie des oberen Augenlides, *b.* Epithelzellenbrücke in der Lidspalte, *c.* Anlage einer Meibom'schen Drüse im unteren Lide, *d.* Conjunctivalsack, *e.* Cornea, *f.* vordere Augenkammer, *g.* Membrana pupillaris, *h.* Nervenzweig, *i.* Gefäßdurchschnitt, *k.* Musc. rectus superior, *l.* Membrana hyaloidea, *m.* Anlage der Sclera und Chorioidea, *n.* Nervus opticus, *o.* Pigmentschicht der Retina (äußeres Blatt der sekundären Augenblase), *p.* die übrigen noch zum Teil unfertigen Schichten der Retina (inneres Blatt der sekundären Augenblase), *q.* Verzweigungen der Arteria hyaloidea im Glaskörper, *r.* die aus der Art. hyaloidea median entsprungene Art. capsularis lentis. In der Retina sind noch keine Gefäße entwickelt. Die Linse besitzt noch einen feinen bogenförmigen Spalt nahe dem vorderen Pole unter der unverändert bleibenden Epithelschicht.

Außer den gewebebildenden Bindegewebszellen, den eigentlichen Zellen des Glaskörpers, findet man später auch Wanderzellen vor.

Von der Entwicklung des menschlichen Glaskörpers giebt Koelliker an, dass er bei vierwöchentlichen Embryonen einen Durchmesser von etwa

0,17 mm habe und durch den vorn 0,07, hinten 0,03 mm breiten Augenspalt mit dem Mesoderm zusammenhänge. Im vorderen Segment des Augenspaltes drang eine Gefäßschlinge ein, die im unteren Drittel des Glaskörpers endigte. Einen ähnlichen Embryo hat später van Bambeke beschrieben; er vermisste die Gefäßschlinge, fand aber Bindegewebszellen im Glaskörperraume vor. Später beschrieb Koelliker einen ungefähr gleich alten menschlichen Embryo von 8 mm größtem geradem Längsdurchmesser vom Ende der vierten Woche, bei dem die Zellen im Glaskörperraume erkannt werden konnten, was bei dem zuerst beschriebenen Embryo nicht möglich war. Ein genaueres Eingehen auf die Glaskörpergefäße ergab eine

Fig. 37.



Teil eines Schnittes durch die vordere Hälfte des in Flemming'scher Flüssigkeit gehärteten Auges einer zwei Tage alten weißen Maus. *Cj.* Conjunctiva, *ec.* Epithel der Cornea, *C.* Substantia propria corneae, *ed.* Epithel der Descemetischen Membran, *sph.* Anlage des M. sphincter pupillae, *mp.* Membrana pupillaris (in ihr Anastomosen von Glaskörper- und Irisgefäßen), *cl.* die cuticulare Linsenkapsel, *el.* vorderes Epithel der Linse, *mh.* Grenzcontour des abgehobenen Glaskörpers, *cil.* Anlage der Ciliarfortsätze, *R.* Retina, *p* Pigmentschicht, *S.* Sclera und Chorioidea. (Vergr. Leitz, 5, Oc. 0.)

etwas kompliziertere Verteilung derselben, als sie zuerst vermutet worden war. Somit sind unsere Kenntnisse über die Entwicklung des menschlichen Glaskörpers immerhin noch ergänzungsbedürftig.

§ 19. Die Cornea. Erst die Arbeiten der letzten dreißig Jahre haben die Entstehung der Cornea aufzuklären vermocht. Zu nennen sind hier vor allen Babuchin, Kessler, Lieberkühn und Koelliker. Wenn auch diese Autoren in Einzelheiten voneinander abweichen, so ist ihnen doch die Begründung zu verdanken, dass die Hornhaut sich von dem Mesoderm ableite und nichts mit der Augenblase zu thun habe.

Sobald die Linse abgeschnürt ist, dringen die Zellen des Kopfmesoderms gegen den Scheitel derselben vor und trennen auch diesen von seinem Mutter-

boden, dem Ektoderm ab. Zu den Seiten der Linse hatte das Mesoderm sich schon vorher vorgeschoben, wie ein Vergleich der Fig. 33 pag. 42 mit Fig. 38 ergiebt. Diese Figuren stellen den vorderen Pol und die apicale Fläche der Linse von demselben 8 mm langen Fledermausembryo dar. Bei der Schilderung der weiteren Entwicklung wird man sich weniger den Ausführungen KESSLER's als denen von LIEBERKÜHN und KOELLIKER anschließen können. Nicht das Endothel der Membrana Descemeti ist, wie KESSLER meint, die älteste Schicht der Corneaanlage, sondern Cornea, Irismesoderm und Pupillarmembran entstehen bei den Säugetieren als solide Wucherung zwischen Ektoderm und Linse. Das Endothel der Descemet'schen Membran entsteht erst viel später. Bei den niederen Wirbeltieren bis zu den Vögeln aufwärts entsteht keine Pupillarmembran, und die eindringende Zellenmasse des Kopfmesoderms bedarf keiner Spaltung in Gewebszellen für die Cornea und die Pupillarmembran. Ob aber alle Zellen, die in dieser Gegend vor der Linse gefunden werden, ausschließlich durch Einwanderung von den Seiten her abstammen, oder ob nicht ein Teil derselben durch Teilung der zuerst eingewanderten entstehe, wird man jedenfalls nicht so bestimmt, wie KESSLER dies gethan hat, behaupten können. Bei Lachsembryonen, die bis zum 100. Tage eine keineswegs dicke Cornea entwickeln, habe ich an Präparaten vom 60. Tage in den Mesodermzellen im Bereiche der Cornea Mitosen aufgefunden.

Fig. 38.

Schnitt durch das Auge eines 8 mm langen Embryos von Vespertilio murinus. Die apicale Peripherie der Linse ist getroffen. Mesoderm umgiebt an dieser Stelle die ganze Linse. a äußeres, c inneres Blatt der sekundären Augenblase, b ihre primäre Hohle, d Ringgefäß an der Grenze von Linse und Augenblase, e Linse, f Mesoderm: Anlage der Cornea und des Irismesoderms, g Ektoderm. (Vergr. LEITZ, 5, Oc. 2.)

Wie also an der Peripherie der späteren Cornea die Mesodermzellen schon vor der Abschnürung der Linse sich finden, so rücken sie gegen das Centrum der Cornea erst später vor und vereinigen sich zu einer einheitlichen Platte, die dann auch durch örtliche Zellvermehrung dicker wird.

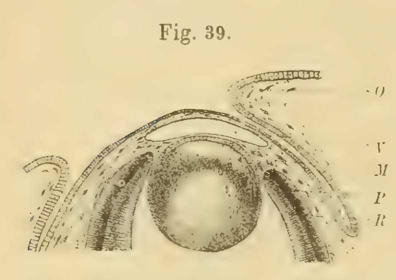
Von der Grundsubstanz der eigentlichen Cornea kann bei den Säugern erst von dem Zeitpunkt an geredet werden, wenn sich die Pupillarmembran gesondert hat. Bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln ist dagegen die Anlage der Cornea als solche mit dem Moment der Vereinigung des Kopfmesoderms vor der Linse gegeben. Nur im Iriswinkel lagert sich, wie durch eine Hohlkehle von der Cornea abgesetzt, ein Teil der Anlage auf die Ränder der Augenblase. Bei den niederen Wirbeltieren braucht die Pupille ja auch nicht erst sekundär gebildet zu werden; sie ist von vornherein vorhanden: sie wird freilich durch das nach dem vorderen Augen-

pol gerichtete Wachstum des Augenblasenrandes allmählich koncentrisch oder je nach der betreffenden Species auch in anderer Form eingeengt.

In Fig. 39 ist die Spaltung des Mesoderms in die Corneagrundsubstanz und die Pupillarmembran nebst dem Irismesoderm dargestellt. Der Spalt ist die erste Andeutung der vorderen Augenkammer; zwischen ihr und dem Ektoderm befindet sich jetzt die Anlage der Cornea. Die Abbildung ist von Kollmann nach einer Koelliker'schen Originalfigur umgezeichnet und nach dieser Zeichnung wiedergegeben worden.

Die weitere Entwicklung der Cornea besteht nun in der Abscheidung und Ordnung der Grundsubstanz, worauf offenbar die Angaben der Autoren zurückzuführen sind, dass die Cornea des Menschen erst vom Anfang des vierten Monats an durchsichtig wird. Anfänglich haben Cornea und Sclera den gleichen Bau; erst später tritt die Stratifizierung der Cornea ein. Bei einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo waren, dem Descemet'schen Epithel angelagert, eine Zahl von scharf abgesetzten Lamellen mit den ebenso genau orientierten Zellkernen vorhanden. Nach dem äußeren Cornealepithel dagegen entbehrten sowohl Zellen als Bindegewebsfaserzüge der Orientierung. Der vordere Teil des Cornealgewebes ging in das gleichbeschaffene Gewebe der Conjunctiva über, der stratifizierte Teil in die Sclera. Dagegen konnte ich an diesem menschlichen Embryo die nur schwach entwickelte Chorioides nur in das Mesoderm der Iris verfolgen; am Cornealfalz hörte sie keilförmig zugespitzt auf. Entwickelt sich später die Membrana Descemetii deutlicher, so wird sie, wie Manz (50) zuerst angegeben hat, als die Fortsetzung des chorioidalen Teiles der Cornea des Menschen erscheinen. Wie dies schon Waldeyer zusammengefasst hat, sind die drei Lagen der Cornea, die cutane, sclerale und chorioidale, nicht bei allen Tieren gleichmäßig ausgebildet. Am wenigsten Andeutung einer Dreiteilung fand ich bei der Maus (vergl. Fig. 40); am deutlichsten soll sie beim Schwein vorhanden sein.

Fig. 39.

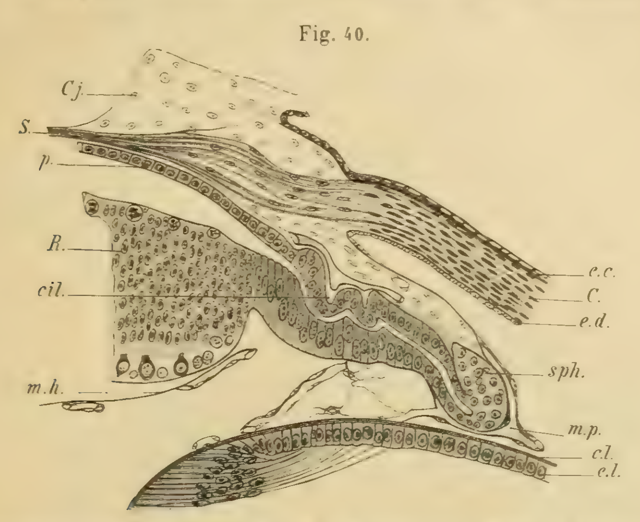


Vertikalschnitt der vorderen Augenhälfte eines menschlichen Embryos von 21 mm Scheitelsteißlänge (8—9 Wochen). Koelliker's Fig. 9 »Zur Entwicklung des Auges etc. 1893« nach Kollmann's Modifikation. *O* oberes Lid, *V* vordere Augenkammer. *M* Mesoderm, *P* äußeres, *R* inneres Blatt der sekundären Augenblase.

Die Membrana Descemetii oder elastica posterior ist ein Bildungsprodukt derjenigen Zellen, welche beim Auftreten des Spaltes der vorderen Augenkammer die Cornea gegen diesen Spalt hin begrenzen. Solche Resorptionsspalten sind am besten bekannt und am leichtesten in ihrer Entwicklung zu verfolgen bei den Hautlymphsäcken der anuren Batrachier. Zuerst nicht von den übrigen Bindegewebszellen unterschieden ordnen sich die dem

Lymphspalt anliegenden Zellen nach Art eines einschichtigen Epithels; bei jüngeren Embryonen können sie sogar eine nicht unansehnliche Höhe

Fig. 40.

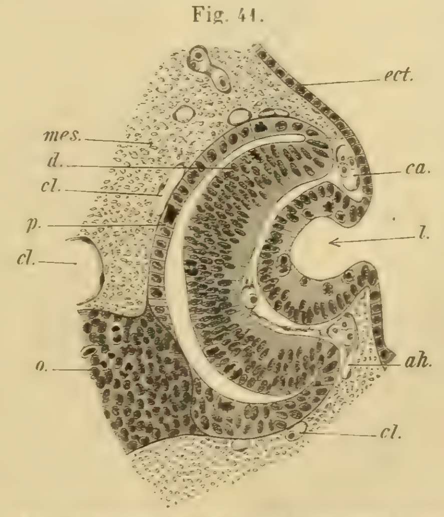


Teil eines Schnittes durch die vordere Hälfte des in Flemming'scher Flüssigkeit gehärteten Auges einer zwei Tage alten weißen Maus. *Cj.* Conjunctiva, *ec.* Epithel der Cornea. *C.* Substantia propria corneae, *ed.* Epithel der Descemet'schen Membran. *sph.* Anlage des M. sphincter pupillae, *mp.* Membrana pupillaris (in ihr Anastomosen von Glaskörper- und Irisgefäßen). *cl.* die cuticulare Linsenkapsel. *el.* vorderes Epithel der Linse, *mh.* Grenzcontour des abgehobenen Glaskörpers, *cil.* Anlage der Ciliarfortsätze, *R.* Retina *p* Pigmentschicht, *S.* Sclera und Chorioidea. (Vergr. Leitz, 5, Oc. 0.)

erreichen; erst später werden sie, dem Charakter der meisten Endothelien entsprechend, abgeflacht. Bei der Maus kann man vom zweiten bis zehnten Lebenstage die Dickenzunahme der Membrana Descemetii gut verfolgen. Koelliker giebt ihre Dicke beim neugeborenen menschlichen Kinde auf 3,8—4,3 μ an, während beim Erwachsenen nach H. Müller (22) die Membran am Rande bis 12 μ misst.

Das Epithel der Cornea geht aus dem Ektoderm hervor, ist anfänglich zweischichtig und erreicht erst spät die definitive Mächtigkeit. Bei einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo fand ich nur zwei Zellarten,

Fig. 41.

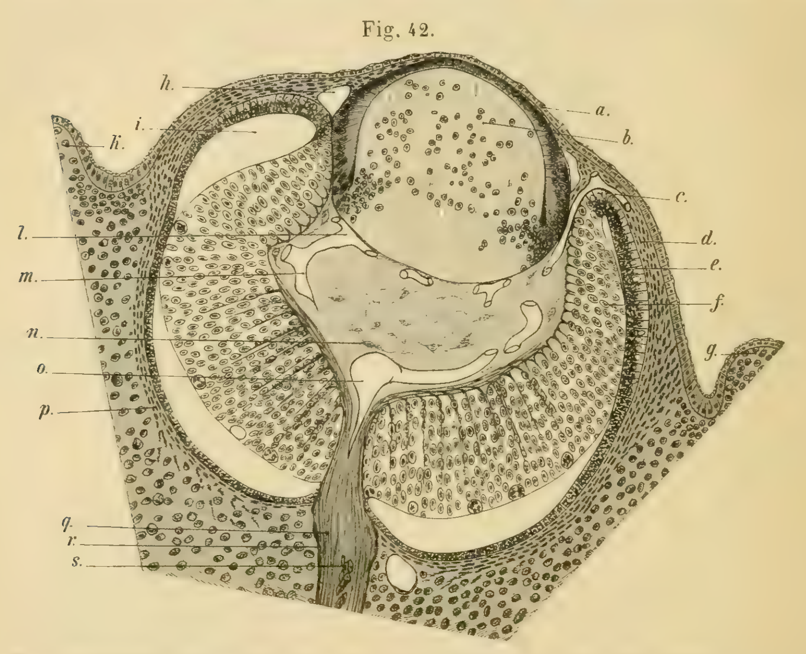


Schnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Mäuseembryos. *ect.* Ektoderm, *ca.* Gefäß in der Gegend der künftigen Iris, *l.* Linsengrube, *ah.* Glaskörpergefäß, *cl.* Gefäße im Mesoderm an der Wand der Augenblase. *mes.* Mesoderm, *d.* distale und *p.* proximale Wand der sekundären Augenblase, *o.* Opticusstiel seitlich im Längsschnitt getroffen. (Vergr. Leitz, Syst. 5, Oc. 2.)

bei fünf Tage alten Kaninchen zwei, bei 13 Tage alten Kaninchen drei Zellarten, eine tiefere Lage kubischer und eine oberflächliche Lage abgeplatteter Zellen. Die mittlere Lage unter den abgeplatteten äußeren Epithelien der Cornea wird erst in einer späteren Zeit zu saftreichen Zellen entwickelt. Eigene Erfahrungen über das erste Auftreten Langerhans'scher Zellen und der Nerven der Cornea habe ich nicht gemacht.

§ 20. Die Sclera, Chorioides und Tenon'sche Kapsel sind, wie oben hervorgehoben wurde, Abkömmlinge des Kopfmesoderms. Ihre

Fig. 42.



Querschnitt durch das Auge eines 8 mm langen Embryos von Vespertilio murinus.
a **Ektoderm,** *b* **Linse,** *c* **Anastomose von Ciliar- und Glaskörpergefäßen,** *d* **Mesoderm, Anlage der Sclera und Chorioidea,** *e* **Pigmentschicht der Retina,** *f* **die übrigen Schichten der Retina in der Entwicklung,** *g* Lidanlage, *h* Ringgefäß in der Gegend der künftigen Iris, *i* Primäre Höhle der Augenblase, *k* Lidanlage, *l* Linsenkapselgefäße, *m* Glaskörper, *n* Zellen und Zellenausläufer im Glaskörper, *o* Arteria hyaloidea, *p* Anlage der Sclera und Chorioidea, *q* Nervus opticus, *r* Scheide des N. opticus, *s* Zellige Reste der Opticushöhle.

Sonderung untereinander und von den übrigen mesodermalen Bestandteilen des Auges tritt erst später auf. Von den hier in Frage kommenden Augenhäuten wird die Chorioides der Lage, wenn auch nicht ihrer typischen Ausbildung nach, zuerst angelegt. Untersucht man Embryonen aus der Zeit der beginnenden Linsenbildung, wie es in dem Schnitt durch einen 0,6 mm langen Mäuseembryo in Fig. 41 dargestellt ist, so findet man im Mesoderm, das der Augenblase anliegt, dicht an der äußeren Wand der sekundären Augenblase Blutgefäße, an einer Stelle also, wo später die

Choriocapillaris sich findet. Dann ordnen sich die Zellen des Mesoderms (vergl. Fig. 42) in Zügen, die concentrisch die Augenblase einhüllen und gegen den vorderen Pol des Auges zu mächtiger entwickelt sind als am hinteren Pole desselben. Es ist offenbar keine mechanische Begründung, wenn man diese Thatsache in die Form kleidet, die Augenblase übe einen richtenden Einfluss auf die Mesodermzellen aus. Die Richtung der Mesodermzellen ist vorhanden, der supponierte Einfluss der Augenblase bleibt hypothetisch. Vielleicht ist es aber dennoch erlaubt, von diesem Gesichtspunkte aus die Erscheinungen zu deuten, weil so die pathologische Spaltbildung der Chorioides und Sclera im Bereich des Spaltes der sekundären Augenblase verständlicher würde. Bleibt der Schluss der Augenspalte aus, so behält das Mesoderm an dieser Stelle den embryonalen Charakter und schließt sich nicht über dem klaffenden Spalt. Durch das Wachstum des übrigen, in der Entwicklung vorangehenden Teiles der Sclera und Chorioides wird das Klaffen wie bei der Hasenscharte mit der Zeit an Intensität zunehmen müssen.

Die vorliegenden Zeitangaben über eine deutliche Trennbarkeit der Chorioides von der Sclera und der Sclera von der Tenon'schen Kapsel sind nicht genau genug.

Besser sind wir über den Zeitpunkt des Eintrittes der Pigmentierung in der Chorioides unterrichtet.

M. Schultze (38) fand die Chorioides 7 cm langer Schafembryonen pigmentlos; Koelliker (28) dasselbe am vierwöchentlichen menschlichen Embryo. In der Iris eines fünfmonatlichen, gut erhaltenen menschlichen Embryos vermisste ich jede Pigmentierung, während das Pigmentblatt der Retina und das hintere Irisepithel dichtes schwarzes Pigment enthielt. Wie später, so ist auch beim ersten Auftreten das Pigment der Retina, also das in der Augenblase entwickelte, durchaus verschieden vom Pigment des Uvealtractus, nicht allein der Form der Zellen nach, sondern auch nach Farbe und Größe der einzelnen Pigmentkörnchen.

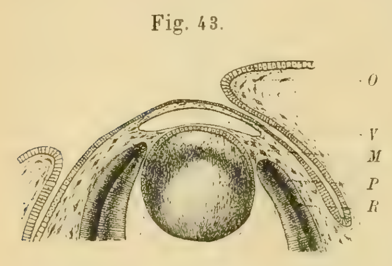
Gemäß den Untersuchungen von A. Rieke (109) beginnt die Pigmentbildung in der Chorioides individuell sehr verschieden beim Menschen; frühestens im siebenten Monat der Embryonalperiode. Die Ablagerung des Pigments findet in den fixen Bindegewebszellen der Chorioides statt, indem zuerst im Inneren der Zellen feine, kaum sichtbare Pigmentkörnchen auftreten, die sich nach der Peripherie der Zelle hin allmählich vergrößern. Nach der Geburt ist der Pigmentierungsprozess noch nicht abgeschlossen.

§ 21. Die Augenlider. Die Lider entwickeln sich vom Rande der zuerst frei und glatt zu Tage liegenden Hornhaut aus als Auswüchse der Schädelhaut und der Gesichtsfortsätze. Der Canthus oculi medialis entsteht vom seitlichen Stirnfortsatze, das untere Lid vom Oberkieferfortsatze,

das obere Lid von der Haut, die zwischen diesen Fortsätzen gelegen ist. Nachdem die Teile in sagittaler Richtung einander entgegengewachsen und für gewöhnlich verschmolzen sind, bleiben in der ringförmigen Anlage der Lider die auf einem horizontalen Durchmesser gelegenen Endpunkte, die dem medialen und lateralen Augenwinkel entsprechen, im Wachstum zurück. Durch stärkere Ausbildung der mittleren Partien wird die kreisförmige Lücke der Anlage nicht concentrisch eingeengt, sondern zur Lidspalte umgewandelt. Dabei liefert die dem Auge zugewandte Fläche die Conjunctiva, die nach außen im weiteren Wachstume verlagerte Fläche die Haut der Lider. Conjunctiva und Lidhaut sind somit erst im Laufe der Entwicklung differenzierte Teile der äußeren Haut.

Nach VON AMMON (27) beginnt die Lidbildung beim Menschen im zweiten Monate. Die nebenstehende Abbildung (Fig. 43), nach einem KOELLIKER'schen (76) Präparat vom menschlichen, acht bis neun Wochen alten und 21 mm langen Embryo, erläutert, wie um diese Zeit das obere Lid *o* das untere Lid im Vordringen nach dem vorderen Augenpol überholt hat. Der Conjunctivalsack tritt als tiefer Spalt zwischen dem Auge und den Hautfalten, rechts mit *o* bezeichnet, links ohne Buchstabenbezeichnung, auf.

Fig. 43.



Vertikalschnitt der vorderen Augenhälfte eines menschlichen Embryos von 21 mm Scheitelsteißlänge (8—9 Wochen). KOELLIKER's Fig. 9 »Zur Entwicklung des Auges etc. 1893« nach KOLLMANN's Modifikation. *O* oberes Lid, *V* vordere Augenkammer, *M* Mesoderm, *P* äußeres, *R* inneres Blatt der sekundären Augenblase.

Beim Menschen ist im dritten Monate die Cornea von den Lidern völlig bedeckt. Durch Verklebung der in der Lidspalte aufeinander stoßenden Epidermiszellen kommt es zur Vereinigung der freien Lidränder, die beim Menschen erst kurz vor der Geburt wieder frei werden. Bei Schlangen führt die anfängliche Verklebung zu dauernder Verschmelzung; bei den blindgeborenen Jungen von Säugetieren lösen sich die Lider erst nach einiger Zeit, wenn die Retina ihre völlige Ausbildung erfahren hat. Die Verklebung wird durch den Verhornungsprozess, der von außen her in die Lidspalte vordringt, wieder aufgehoben.

Bei zwei Tage alten Mäusen geht das Stratum corneum der Epidermis glatt über den Lidspalt weg. An osmierten Präparaten liegen die mit den geschwärzten RANVIER'schen Körnchen gefüllten Zellen an der Grenze von Stratum mucosum und corneum horizontal über dem Lidspalt: bei zehn Tage alten Mäusen ist dieser Prozess schon trichterförmig in den Lidspalt vorgedrungen, während vorher im Lidspalt keine einzige Zelle des Stratum mucosum eine derartige Umbildung zeigte. Die Lösung der Lider beruht somit nicht auf dem Untergange von Lidspaltenepithel. In der

geschlossenen Lidspalte hatte anfangs die Vermehrung der Epithelzellen, die auf der Haut zur Schichtenbildung und zur Erzeugung des Stratum corneum führte, aufgehört. In der Lidspalte findet man vor der Lösung im ganzen nur vier Zelllagen, je eine Lage von vermehrungsfähigen Zellen der Keimschicht und je eine Lage des Stratum mucosum auf jeder Seite. Auf der Haut der Lider ist die Epidermis schon mächtig verdickt, bevor die Lidspalte sich öffnet. Erst wenn die Lösung der Lider erfolgen soll, dringt der Prozess der Körnchenablagerung, der auf der Haut die Bildung des Stratum corneum einleitet, auch in die Lidspalte ein.

§ 22. Cilien und Meibom'sche Drüsen. Nach der Vereinigung der Lider durch die epitheliale Verklebung ihrer freien Ränder beginnen die Cilien und die Meibom'schen Drüsen sich zu entwickeln.

Abgesehen von älteren, in bezug auf die Datierung nicht ganz übereinstimmenden Angaben liegt über die Entwicklung dieser Teile beim Menschen nur eine neuere Arbeit von L. Königstein (80) vor.

Cilien und Meibom'sche Drüsen entstehen nach ihm durch solide Einstülpungen des Epithels in die unterliegende Zellmasse der Lider.

Die erste Anlage der Cilien erscheint an Embryonen von 8 cm Länge, die der Meibom'schen Drüsen später, und zwar zuerst an Embryonen von 9 cm Länge.

Am Ende des vierten Monates sind die Augenbrauen schon völlig entwickelt, die Cilien zeigen noch keinen Haarschaft und die Anlage der Meibom'schen Drüsen ist noch nicht weiter entwickelt.

Bei Embryonen von 100 g Gewicht sind die Cilien mit ihren Talgdrüsen und den modifizierten Schweißdrüsen deutlich; die Meibom'schen Drüsen stellen noch erst kurze, solide Epithelknospen dar; dieser Entwicklungsgrad macht bis zur Mitte des fünften Monates kaum merkliche Fortschritte.

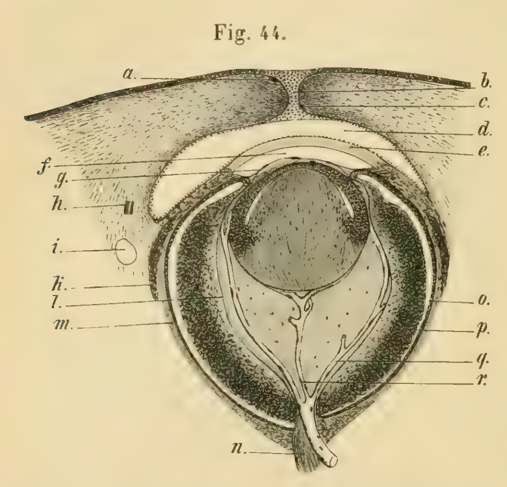
268 g schwere Embryonen wiesen Sprossenbildung an den Meibom-schen Drüsen auf, die Cilien waren vollständig entwickelt, Talg- und Schweißdrüsen noch nicht ganz ausgebildet.

Zu Beginn des sechsten Monates zeigten die Embryonen ein Gewicht von 340 g. Die Lösung der verwachsenen Lidspalte begann sich vorzubereiten; sie war zu Anfang des siebenten Monats vollendet. Mit ihr sind dann alle Lidorgane völlig ausgebildet; auch die Meibom'schen Drüsen sind aus soliden, mit Buckeln besetzten Zellzapfen in ihre definitive Drüsenform übergegangen.

Nach eigenen Untersuchungen kann ich die Vorgänge von der weißen Maus schildern. Kurz vor der Geburt, wenn schon ein Teil der Haare ansehnliche Sprossen der Epidermis darstellt, entstehen die ersten Anlagen der Meibom'schen Drüsen und der Cilien am späteren freien Lidrande

(vergl. Fig. 44): die Cilien außen, die Meibom'schen Drüsen nach innen zu als niedrige Epithelwucherungen in das angrenzende Bindegewebe. In der weiteren Entwicklung gehen die Cilien dann den Meibom'schen Drüsen vorauf. Bei zweitägigen Jungen stellen die Meibom'schen Drüsen erst kurze, solide Stummel dar, während die Cilien, zwar immer noch nicht so weit entwickelt wie manche andere Haare, weit in das unterliegende Gewebe hineingewuchert und mit einer Papille versehen sind. Die Cilien entstehen wie beim Menschen als Wucherungen der Keimschicht der Epidermis, die sich zapfenförmig nach der Tiefe der Cutis zu in schräger Richtung fortsetzen und erst tief unten eine Papille erhalten.

Fig. 44.



Schnitt durch das Auge eines beinahe ausgetragenen Mäusefötus. *a.* Anlage einer Cilie des oberen Augenlides, *b.* Epithelzellenbrücke in der Lidspalte, *c.* Anlage einer Meibom'schen Drüse im unteren Lide, *d.* Conjunctivalsack, *e.* Cornea, *f.* vordere Augenkammer, *g.* Membrana pupillaris, *h.* Nervenzweig, *i.* Gefäßdurchschnitt, *k.* Musc. rectus superior, *l.* Membrana hyaloidea, *m.* Anlage der Sclera und Chorioidea, *n.* Nervus opticus, *o.* Pigmentschicht der Retina (äußeres Blatt der sekundären Augenblase), *p.* die übrigen noch zum Teil unfertigen Schichten der Retina (inneres Blatt der sekundären Augenblase), *q.* Verzweigungen der Arteria hyaloidea im Glaskörper, *r.* die aus der Art. hyaloidea median entsprungene Art. capsularis lentis. In der Retina sind noch keine Gefäße entwickelt. Die Linse besitzt noch einen feinen bogenförmigen Spalt nahe dem vorderen Pole unter der unverändert bleibenden Epithelschicht.

In den Lehr- und Handbüchern der Entwicklungsgeschichte findet man gelegentlich die Notiz, dass bei manchen Säugetieren die Papille der Haare zuerst entstehe. Diese Angaben treffen indes nicht zu. Bei Untersuchung der Augenlider des Schafes, von denen dies behauptet wird, fand ich, wie bei anderen Tieren und beim Menschen als erste Anlage der Cilien und der Haare überhaupt eine Verdickung des Epithels. Das unter dieser Anlage gelegene Bindegewebe wuchert beim Schaf freilich früher als beim Menschen und der Maus. Aber die Epithelzellen treiben die bindegewebige Verdickung wie eine Calotte vor sich her in die Tiefe: erst später erhebt sich das Bindegewebe zu einer Papille in die epitheliale Anlage. Die Entstehung der Haare ist somit bei allen Säugetieren die gleiche, indem sie überall mit Wucherungen des Epithels anhebt.

Bei zehn Tage alten Mäusen sind die Cilien fertig. Das Haar hat die verhornten Lagen der Epidermis durchbrochen.

Die Mündungsstellen der Meibom'schen Drüsen sind, wie schon oben erwähnt, die Stellen, von denen aus diese Drüsen sich entwickeln.

Bei zweitägigen Jungen ist der solide Spross in das Lid hinein vor-

gedrungen; bei zehn Tage alten ist die Anlage mit kurzen, beerenförmigen Knospen besetzt und nicht allein hohl geworden, sondern hat sich auch, wie dies für die Entwicklung dieser Drüsen Schweigger-Seidel (37) zuerst beschrieben hat, durch die Epithelien des Stratum mucosum der noch verklebten Lidspalte einen Weg in den Conjunctivalsack hinein gebahnt. Mit der Öffnung der Lider fällt dieser äußere Teil der Mündung nicht mehr auf, weil dann das Epithel flacher der Conjunctiva anliegt.

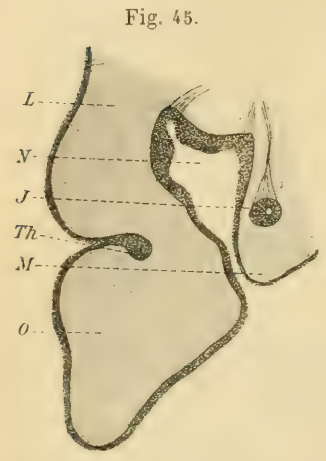
§ 23. Die Thränendrüse. Die Thränendrüse entsteht nach Koelliker beim Menschen während des dritten Embryonalmonats als solide Wucherung des Conjunctivalepithels in der Höhe des oberen Augenlides.

§ 24. Der Thränennasengang und die Thränenröhrchen. Die Entwicklung des Thränennasenganges ist von den Autoren höchst verschiedenartig dargestellt worden. K. E. von Baer (1) lässt ihn als eine gegen das Auge gerichtete Ausstülpung der Rachenhöhle entstehen, Erdl (14) und Coste (8) durch den Schluss der Thränenfurche zwischen Oberkieferfortsatz und äußerem Nasenfortsatz. Born (56) wies sodann mit seinem Schüler Legal (79) für die Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere nach, dass der Thränennasengang bei diesen Wirbeltierklassen in der Thränenfurche als eine von der Epidermis in die Cutis einwachsende Epithelleiste angelegt werde. Diese Epithelleiste bekommt nach ihrer Abschnürung von der Epidermis ein Lumen. Die Einzelheiten des Entwicklungsganges sind jedoch bei den Tieren verschieden. Bei Amphibien entsteht der ableitende Apparat aus einer gleichmäßig in der ganzen Länge vom Auge bis zur Nase auftretenden Anlage. Bei Lacerta wachsen aus der primären, augenwärts gelegenen Anlage sekundär cranial sowohl die beiden Thränenröhrchen, als oral das Nasenende des Ganges hervor. Beim Huhn wird Gang und unteres Thränenröhrchen in einem Zuge angelegt, das obere Thränenröhrchen entsteht als Sprossung der primären Anlage. Nach meinen Erfahrungen am Kaninchen ist ebenfalls der mittlere Teil zuerst angelegt, wie Legal dies auch vom Schwein beschrieben hat. Auch bei der Fledermaus endet an jungen, 6—7 mm langen Embryonen das nasale Ende blind. Dagegen war beim Kaninchen von 1 cm Länge in der Gegend des Auges das Epithel in der Tiefe der Thränenfurche wohl schon verlängert, aber erst weiter nasalwärts die Anlage der beim erwachsenen Kaninchen vor dem Eingange zum knöchernen Thränennasengang gelegenen großen Ampulle als eine tiefe und am inneren Ende sackartig aufgetriebene Ausbuchtung zu erkennen. Das Kaninchen hat nur am unteren Lide ein breites Thränenröhrchen. Die Anlage dazu war an dem untersuchten Embryo vorhanden, im Vergleich zu den nasalwärts gelegenen Teilen des ganzen Apparates aber noch nicht weit gediehen und nicht in den Conjunctivalsack durchgebrochen.

Ebensowenig erreichte der noch nicht von der Oberfläche abgeschnürte Zellstrang des Thränennasenganges die Nasenhöhle (vergl. Fig. 45).

Es werden somit bei den Säugern die einzelnen Strecken des thränenableitenden Apparates zu verschiedenen Zeiten angelegt. Das nasale Ende wird nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen stets durch Auswachsen eines mehr augenwärts gelegenen Abschnittes der Anlage die Nasenwand zu durchbrechen haben.

Fig. 45.



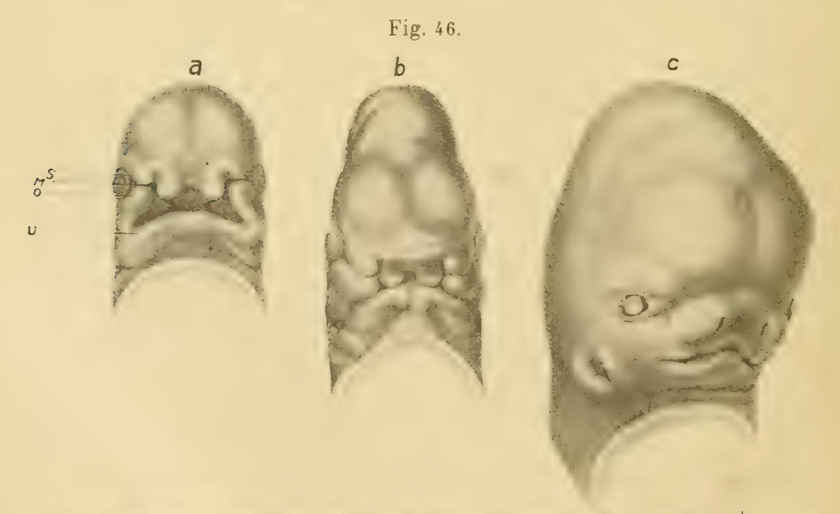
Schnitt durch die Nasengegend eines 1 cm langen Kaninchenembryos. *L* seitlicher Stirnfortsatz, *N* Nasenhöhle, *J* Jacobson'sches Organ, an dessen Epithel wie an das der eigentlichen Riechzone Nervenfasern von oben her herantreten, *M* mittlerer Nasenfortsatz, *Th* Thränenfurche mit kolbigem Querschnitt der Anlage des Thränennasenganges, *O* Oberkieferfortsatz.

An einem 2,1 cm langen Schafembryo fand ich den Thränennasengang und die beiden Thränenröhrchen noch solide, jedoch von der Oberfläche so weit abgerückt, dass jede Spur einer einstmaligen Verbindung mit den Zellen der Epidermis verschwunden war.

Beim 13 mm langen Fledermausembryo war der Gang hohl und mündete hinter der unteren Muschel in die Nase ein.

Zur Erläuterung der äußerlich erkennbaren Veränderungen im Bereiche des Thränennasenganges beim Menschen mögen die beigefügten Verkleinerungen His'scher Abbildungen menschlicher Embryonen dienen. Fig. 46 *a* ist eine Frontansicht eines 8 mm, *b* die eines 13,7 mm langen menschlichen Embryos. Das Auge dieser

Fig. 46.



a, b, c Köpfe menschlicher Embryonen von 8, 13,7 und 17 mm. *S* seitlicher Nasenfortsatz, *M* mittlerer Nasenfortsatz, *O* Oberkieferfortsatz, *U* Unterkiefer. (Nach His, A. m. Embr.)

Embryonen ist noch nackt; die Lidbildung beginnt erst später, wie *c* von einem 17 mm langen menschlichen Embryo illustriert.

Medial vom Auge treffen durch Spalten getrennt der seitliche Nasenfortsatz *s* und der Oberkieferfortsatz *o* aufeinander. Die zwischen beiden gelegene, quergestellte Furche ist die Thränenfurche; diese Thränenfurche setzt sich in Mund und Nasenhöhle bei dem Embryo von 8 mm hinein fort. Die Nasengrube liegt zwischem dem seitlichen *s* und dem mittleren *m* Nasenfortsatz; der Zugang zur Mundhöhle wird abwärts durch den Unterkiefer *u* begrenzt.

Wie ein Vergleich der Abbildungen *a*, *b* und *c* leicht ergiebt, wird die Richtung der Thränenfurche bei der Weiterentwicklung allmählich schräg gestellt, indem ihr mediales Ende lateral und abwärts rückt. Dabei beginnen ihre Ränder, wenn die Abbildung *b* nicht durch Zufälligkeiten entstellt ist, zuerst in der Mitte der Verlaufsrichtung miteinander zu verwachsen.

In *c* ist dann die Thränenfurche völlig verstrichen und dabei noch schräger als in *b*, fast senkrecht gestellt.

Die drei Embryonen gehören dem zweiten Monat an.

Die Vorgänge, die sich abseits der Oberfläche bei der Bildung des Thränennasenganges abspielen, können selbstverständlich nur an Serienschnitten von Embryonen dieser Periode gewonnen werden. Es liegen vereinzelte Beobachtungen schon vor, die aber mit bezug auf eine kontinuierliche Reihe zu ergänzen sein werden.

Eine Frontalrekonstruktion nach einer Schnittserie durch einen 13,8 mm langen menschlichen Embryo gebe ich nach der His'schen Originalfigur in Fig. 47 wieder. Es ist ersichtlich, dass der Thränennasengang *d* die Nasenhöhle noch nicht erreicht hat.

Fig. 47.

Auge und Nase eines 13,8 mm langen menschlichen Embryos. *s* seitlicher, *m* mittlerer Nasenfortsatz, *o* Oberkieferfortsatz, *d* Thränennasengang, *ol* N. olfactorius, *N* Nasenhöhle, der Ort der vorderen Nasenöffnung ist hell ausgespart, der der hinteren Nasenöffnung dunkel schraffiert, *G* Gaumenleiste. (Nach His, A. menschl. Embryonen.)

Beim Menschen beginnnt nach den Angaben Ewetzky's die Entwicklung des Thränennasenganges mit der fünften Woche, an Embryonen von ca. 12 mm Länge. Der Typus der Epithelleiste, die vom Grunde der Thränenfurche sich in die Tiefe senkt, ist wohl von dem bei den Tieren gefundenen verschieden, die Art der Entwicklung aber durchaus dieselbe. Nach Ewetzky ist der Fortsatz beim Menschen dünn, relativ sehr lang, ohne die den Tieren eigentümliche kolbige Endanschwellung. Die Bildung der Thränenröhrchen beim Menschen ist noch nicht bekannt; dagegen erhält der abgeschnürte Thränennasengang des Menschen wie bei den Tieren erst sekundär ein Lumen, indem die centralen Zellen allmählich zu Grunde gehen. Der Beginn der Aushöhlung erfolgt nach Ewetzky an ca. 40 mm langen Embryonen.

Koelliker (28) hatte schon vorher angegeben, dass der Thränengang im dritten Monat hohl und mit zweischichtigem Epithel ausgekleidet sei. Die Thränenkanälchen sind um diese Zeit etwas weiter als der Gang; ein Thränensack, der Kuppelblindsack des Thränennasenganges, ist dagegen noch nicht vorhanden und kann erst im fünften Monat nachgewiesen werden.

Am nasalen Ende des Ganges erscheinen schon in der 14. Woche unregelmäßige Aussackungen, die sich bis gegen den 5. Monat hin zu 1,12 mm langen, blinden Anhängen weiterentwickeln.

Es kommt gelegentlich vor, dass auch nach der Geburt der völlige Durchbruch des Thränennasenganges in die Nasenhöhle nicht erfolgt ist, worauf A. Peters (106) aufmerksam gemacht hat.

§ 25. Die Nerven der Augenhöhle und das Ganglion ciliare. Von den Nerven der Augenhöhle kommen außer dem N. opticus, der in § 9 besonders behandelt wurde, noch der N. trigeminus, oculomotorius, trochlearis und abducens in Frage.

Das Bell'sche Gesetz erkennt in den vorderen Wurzeln des Rückenmarks motorische, in den hinteren Wurzeln sensible Nerven. Wer demgemäß der Metamerie des Schädels mit den Hilfsmitteln der Morphologie, sei es vergleichend anatomisch oder embryologisch, d. h. auf dem Wege der Vergleichung fertiger oder entstehender Formen nachspüren will, wird an den Kopfnerven ventrale und dorsale Wurzeln, die sich zu einzelnen Nervenstämmen vereinigen, nachzuweisen haben.

Die Autoren haben dieses Problem in verschiedener Weise gedeutet. Als Froriep am N. hypoglossus entdeckt hatte, dass embryonal angelegte Spinalganglien samt ihren sensiblen Nervenwurzeln wieder schwinden können, legte man Wert darauf, an den Nerven der Augenmuskeln vergängliche Ganglien nachzuweisen. Das wird von Froriep und Julia B. Platt auch für den N. trochlearis behauptet. Der N. trochlearis wäre demgemäß ein einem selbständigen Spinalnerv homologer Hirnnerv, dem nur im Laufe der Entwicklung die sensible Wurzel samt dem zugehörigen Ganglion wieder verloren gegangen wäre. Dadurch erhielte der N. trochlearis die Bedeutung eines für ein ganzes Körpermetamer bestimmten Nerven. Ebenso erklärt Schwalbe (64) den N. oculomotorius mit dem Ganglion ciliare für das Homologon eines Rückenmarksnerven mit motorischer und sensibler Wurzel samt Spinalganglion.

Demnach würden der N. oculomotorius und der N. trochlearis vom N. trigeminus unabhängige Nerven sein, während die Anschauungen Gegenbaur's und auch die Darstellung van Wijhe's die Augenmuskelnerven in den N. trigeminus und acustico-facialis zu einer höheren Einheit einbeziehen. Freilich in etwas verschiedener Weise, indem van Whijhe das Bell'sche Gesetz

dahin erweitert, dass in den hinteren Rückenmarkswurzeln auch motorische Nerven für die aus den Seitenplatten stammende Muskulatur verlaufen, während die ventralen Wurzelfasern nur die aus den Somiten stammenden Muskeln innervieren. Jeder Nervenstamm eines Metamers würde somit einen dorsalen sensiblen, einen dorsalen motorischen und einen ventralen motorischen Teil in sich vereinigen, deren Ursprünge im Centralorgan getrennt sind.

Nach dieser Anschauung gehörten der N. oculomotorius und trochlearis als echte ventrale Wurzeln zu einzelnen Ästen des N. trigeminus; sie wären keine selbständigen metameren Nerven, an denen die sensiblen Teile zu Grunde gegangen. Der N. oculomotorius würde dem Ramus ophthalmicus profundus des N. trigeminus zuzuweisen sein und der N. trochlearis dem Rest des N. trigeminus.

Für den N. abducens hat A. Milnes Marshall (70) den Nachweis erbracht, dass er als ventrale Wurzel entstehe und mit dem N. acustico-facialis eine Einheit darstelle. Dies hat van Wijhe schon bestätigt; ich kann es nach Untersuchungen an Lachsembryonen nur erhärten.

Der Streit um die Natur des N. oculomotorius, ob er ein selbständiger oder zur Trigeminusgruppe gehöriger Nerv sei, hat als Angelpunkt die Frage, wie das Ganglion ciliare und im Zusammenhange damit das Gasser'sche Ganglion zu deuten sei.

Der Ursprung des Trigeminusganglions ist zuerst von Remak im Jahre 1847 beim 60 Stunden alten Hühnerembryo von der Neuralleiste abgeleitet und später (1888) von His genauer beschrieben worden. Danach nimmt das Ganglion trigemini, bevor die Kopfbeuge sich eingestellt hat, fast die halbe Länge des Kopfes ein. Seine vordere Begrenzung liegt vor der Augenblase, zieht dorsal von ihr weiter bis über den Beginn des Hinterhirnes hinaus.

An 17 Tagen alten Lachsembryonen konnte ich bis zur Ohrblase zwei durch einen kurzen Zwischenraum getrennte, seitliche Auswüchse des Hirnrohres wahrnehmen, zu einer Zeit, als am Rücken noch keine Anlagen von Spinalganglien existierten. Der erste dieser cerebralen Auswüchse stellt das Ganglion des Trigeminus, der zweite das Ganglion des Acustico-facialis dar. Das Trigeminusganglion reicht anfänglich sehr weit nach vorn und giebt zweifellos allen bleibenden und vergehenden Ganglien dieser Gruppe den Ursprung. Es müssen aber offenbar Verschiedenheiten bei den Wirbeltieren vorkommen, da bei Teleostiern das Ganglion ciliare, wie Schwalbe mit Recht behauptet, keine Fasern in die Bahn des N. trigeminus abgiebt, während dies bei den Säugern stets der Fall ist.

J. Beard (90) untersuchte bei Selachiern die Entstehung des Ciliarganglions und stellte fest, dass es später auftrete als das Ganglion des N. ophthalmicus profundus, das von einigen Autoren für das Ganglion ciliare ange-

sehen worden war. Er verfolgte die Vereinigung des Ganglion n. ophthalmici prof. mit dem Gasser'schen Ganglion, konnte aber keine Gewissheit sich verschaffen, wie das Ganglion n. oculomotorii oder Ganglion ciliare entstehe. Doch ist er geneigt, es mit C. K. Hoffmann als einen Auswuchs aus dem Ganglion des N. ophthalmicus profundus aufzufassen.

Bei einem menschlichen Embryo von 7,5 mm hat His (67) das Gasser'sche Ganglion mit einem verjüngten Fortsatz sich bis hinter die Augenblase fortsetzen sehen und diesen Fortsatz als Ganglion ciliare gedeutet. Andere selbständig abgelöste Massen für die übrigen Trigeminusganglien waren noch nicht vorhanden. Es wird also fortgesetzter Untersuchungen an früheren und späteren Stadien bedürfen, um zu entscheiden, ob der von His gesehene vordere Fortsatz des Ganglion Gasseri dem mesocephalen Ganglion Beard's entspricht oder nicht. Man müsste dann jedenfalls in früheren als dem von His beobachteten Stadien eine Trennung beider Ganglien nachweisen können.

Mithilfe der Golgi'schen Methode hatte G. Retzius (124) in den Jahren 1879 und 1880 die Natur der cerebralen Ganglien geprüft und das Ganglion ciliare an dem Baue seiner Ganglienzellen als ein sympathisches erkannt. Gegen den Widerspruch van Gehuchten's hält Retzius seine alte Behauptung aufrecht und bildet im Anatomischen Anzeiger vom Jahre 1894 die Zellen des Ganglion ciliare nach neuen, mit der Golgi'schen Methode gewonnenen Präparaten eines nicht ganz ausgetragenen Katzenfötus ab.

Das Ganglion ciliare besitzt wie das Ganglion oticum, spheno-palatinum und submaxillare, multipolare Nervenzellen vom sympathischen Typus, das Ganglion jugulare, cervicale vagi, petrosum n. glossopharyngei, geniculi n. facialis, Gasseri, wie alle cerebrospinalen Ganglien unipolare Nervenzellen, deren Fortsatz sich früher oder später T-förmig teilt.

Nach den Angaben Holzmann's, dass die Natur der Zellen im Ganglion ciliare nach der Tierspecies variiere, könnte sich vielleicht die Verschiedenheit in den Angaben der einzelnen Autoren dahin erklären lassen, dass bei dem einen Tier entweder nur Zellen des einen Typus, bei anderen Tieren die des anderen Typus oder endlich beide in verschiedenem Grade gemischt bei anderen Untersuchungsobjekten sich finden. Dann würde, wie Krause (74) namentlich behauptet, das Ganglion ciliare eine Doppelnatur haben und sowohl ein spinales als ein sympathisches Ganglion oder auch beide vereint darstellen können.

Für die Deutung des N. trochlearis führe ich das Folgende an.

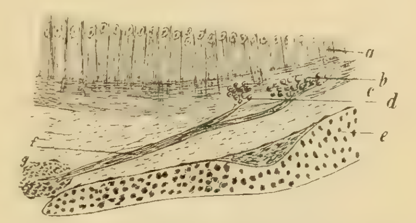
Nach Froriep (1891) geht bei jungen Torpedoembryonen von 6 mm ein Arm des Trigeminusganglions bis zu der Stelle, wo später der M. trochlearis entsteht. Bei 9 mm langen Embryonen besteht dieser Teil des Ganglions nur noch aus wenigen Zellgruppen, um bis zur Weiterentwicklung des Embryos von 20 mm Länge wieder völlig zu verschwinden.

Somit findet beim Ganglion n. trigemini Trennung der ursprünglichen

Anlage und zugleich Schwund des einen abgezweigten Teiles im Laufe der Entwicklung statt.

Ähnliche Verhältnisse habe ich bei Lachsembryonen gefunden. Im Anschlusse an die von Rabl vertretene Ansicht möchte ich mich dahin aussprechen, dass die Nerven der Augenhöhle zu zwei Gebieten gehören: die späterhin im N. oculomotorius und trochlearis verlaufenden Nerven zu der Trigeminusgruppe und der ventral entsprungene motorische N. abducens zu der Acustico-facialisgruppe. Die sensiblen Nerven der Augenhöhle stammen vom N. trigeminus. Dies gilt nicht allein für die bekannten Nervenstämme der Orbita und des Bulbus, sondern auch von den sensiblen Nerven der Augenmuskeln, wie sich das überaus leicht an den Augenmuskeln unserer Haussäugetiere nachweisen lässt. Äste des N. frontalis treten deutlich isoliert in den M. rectus superior, den M. rectus lateralis von der Außenfläche her in die Muskeln ein, während die motorischen Nerven wie beim Menschen von innen her zu diesen Muskeln gelangen. Aus dem N. frontalis trigemini mischen sich auch Fasern dem N. trochlearis bei: doch treten alle Fasern in den M. obliquus superior von der Außenfläche her ein, sodass eine gesonderte Verfolgung ihres Verlaufes an diesem Augenmuskel erschwert ist. Für die Metamerie der Anlagen lässt sich das Verhalten der motorischen und sensiblen Nerven nicht verwerten.

Fig. 48.



Ursprung und Verlauf des Nervus abducens beim 52 Tage alten Lachs. *a* Hirnsubstanz, *b* caudales Ganglion, *d* apicales Ganglion des N. abducens, *c* sulziges Bindegewebe, *e* Primordialcranium, *f* der N. abducens, *g* Querschnitt des M. rectus lateralis oculi und Eintritt des N. abducens in den Muskel. Sagittalschnitt. Vergr. Leitz 5, Oc. 0.

Beim Menschen werden in Henle's Handbuch der Nervenlehre (p. 358) als Varietäten Zweige des N. nasociliaris zu den Mm. rectus superior und medialis, sowie zum M. levator palpebrae superioris beschrieben; ob sie immer gesondert in die Muskeln eintreten, wie ich es bei Tieren gefunden habe, ist nicht angegeben.

Der N. abducens entspringt beim Lachse mit zwei Wurzeln aus zwei gesonderten Ganglienzellengruppen an der Basis des Hirns, medial vom Austritt des N. acustico-facialis; der erste Kern des N. abducens liegt im Bereiche des Acustico-facialisursprunges; der zweite Kern reicht caudalwärts darüber hinaus. Genaueres über diese Verhältnisse kann hier nicht gegeben werden. Ich füge hier nur die Abbildung 48 aus einem Sagittalschnitte durch einen 52 Tage alten Lachsembryo bei, in der der N. abducens mit seinen beiden Wurzeln von zwei getrennten Ganglienzellengruppen an der Hirnbasis bis zu seinem Eintritt in den im Querschnitt getroffenen M. rectus lateralis oculi verfolgt werden kann.

Die Verhältnisse sind in unveränderter Weise bei 2,5 cm langen jungen, in der freien Natur gefangenen Lachsen erhalten. Nur sind in die Region der beiden Kerne des N. abducens mehr Zellen hineingerückt, als sie bei jüngeren Tieren gefunden werden.

Somit würden in Übereinstimmung mit van Wijhe's Funden an Selachiern auch bei den Teleostiern an der Acustico-facialisgruppe deutlich zu unterscheiden sein: ein dorsaler sensibler Nerv, der Acusticus, ein dorsaler motorischer Nerv, zu den vom Cölom direkt abstammenden Muskeln ziehend, der Facialis, und ein ventraler motorischer Nerv für den aus einem oder wahrscheinlicher aus zwei Somiten abstammenden M. rectus lateralis oculi, der N. abducens.

Die Meinungsverschiedenheiten in betreff der Selbständigkeit des N. oculomotorius und trochlearis oder der Einbeziehung dieser Nerven zu einem einheitlichen Trigeminusgebiet wird man vorläufig nicht durch überzeugende Thatsachen aufheben können. Nur soviel steht fest, dass die Neuralleiste des Kopfes, bevor sie sich in die einzelnen Nerven- und Gangliengruppen sondert, sich in ein Trigeminusgebiet und das ihm folgende Acustico-facialis-abducensgebiet trennt, soweit die Untersuchung der Kopfganglien hier in Frage kommt.

Die Lage der Kerne der Augenmuskelnerven an der Hirnbasis ist bei Lachsembryonen durch größere Zwischenräume getrennt, die Kreuzung der beiden Nn. trochleares bei geeigneter Vorbereitung der Präparate leicht zu erkennen. Es bleibt noch aufzuklären, durch welche mechanische Momente es bedingt wird, dass der N. trochlearis an der dorsalen Seite austritt, und wann und in welcher Weise die Kreuzung seiner Fasern sich ausbildet.

§ 26. Die Augenmuskeln. Auf das engste mit dem Problem der Wirbeltheorie des Schädels ist die Frage nach der Entstehung der Augenmuskeln und ihrer Nerven verknüpft. Man würde sich aber einer Täuschung hingeben, wenn man behauptete, diese Frage sei durch das bisher gesammelte Material schon spruchreif geworden. Trotz einer großen Zahl von gewiss sorgfältigen Arbeiten auf diesem Gebiete sind die Meinungen über die Verwertung der gefundenen Thatsachen geteilt.

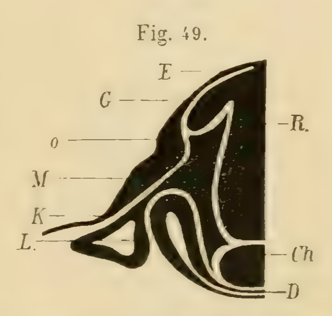
Eine der bedeutsamsten hierhergehörigen Untersuchungen stammt von van Wijhe, nachdem schon Goette, Balfour, Milnes Marshall wichtige Vorarbeiten geliefert hatten. van Wijhe gelang der Nachweis, dass bei den Selachiern die Augenmuskeln sich aus ähnlichen Anlagen heranbilden wie die Rumpfmuskulatur, dass ganz bestimmte Muskelgruppen des Auges aus bestimmten Anlagen hervorgehen und von bestimmten Nerven versorgt werden.

Die Rumpfmuskulatur entsteht aus metameren Ausstülpungen der Leibeshöhle, den Somiten, die sich abschnüren und bei niederen Wirbeltieren noch durch Knospenbildung die Muskeln der Gliedmaßen erzeugen.

Nachdem nun Goette und Balfour den Beweis geliefert hatten, dass die Leibeshöhle in den Kopf sich als Kopfhöhle fortsetze, zeigte van Wijhe, dass sich aus der Kopfhöhle in analoger Weise wie am Rumpf aus der Leibeshöhle dorsal gerichtete Somiten bilden, aus denen die Augenmuskeln hervorgehen, während der ventrale Teil der Kopfhöhle durch die Kiemenspalten zerlegt werde und die Kiemenmuskulatur erzeuge.

Lassen wir die Bedeutung dieses Vorganges für die Erkennung einer Metamerie des Schädels beiseite, so bleibt als wichtiges Ergebnis dieser Untersuchung bestehen, dass bei den Rochen und Haien die Augenmuskeln aus Ausstülpungen oder erst sekundär hohl werdenden Wucherungen der Kopfhöhle hervorgehen. Aber auch bei den Knochenfischen giebt es in einem kurz andauernden Stadium vor der Ohrblase isolierte Wucherungen der Kopfhöhle, die man Myotomen gleichsetzen kann. Sie sind zwar nicht hohl wie die der Rumpfregion, man weiß jedoch hinlänglich, dass namentlich bei den Knochenfischen Teile solid angelegt werden, die bei anderen Tiergruppen deutlich als Ausstülpungen auftreten, sodass der Bau keinen Einwand abgeben kann. Die Topographie der Teile findet man in Fig. 49 nach einem Querschnitte aus der rostralen Gegend der eben angelegten und noch offenen Ohrblase eines 17 Tage alten Lachsembryos. Die Deutung von *M* als Somit ist deshalb erlaubt, weil rostral und caudal von diesem Schnitte die Kopfhöhle *L* nicht wie hier durch einen Stiel mit den *M* bildenden Zellen zusammenhing. *M* stellt somit eine lokale Wucherung der Kopfhöhle dar.

Fig. 49.



Querschnitt aus der Ohrgegend eines 17 Tage alten Lachsembryos. *R* Hirn. *Ch* Chorda dorsalis. *D* Darm. *L* Leibes- (hier Kopf-) höhle, *K* Kiementasche. *M* Mesoderm. *O* Ohrblase. *G* Ganglion des Acustico-facialis, *E* Ektoderm.

Über das Verhalten der Embryonen höherer Wirbeltiere mit bezug auf die Somiten des Kopfes sind mit Ausnahme Zimmermann's (140), der an einem jungen menschlichen Embryo drei kleine Höhlen als Kopfmyotome zu deuten geneigt ist, die Autoren der Meinung, dass vor dem Ohre von einer Gliederung des Mesoderms keine Rede sein könne. Somit tritt hier dieselbe Erscheinung wie bei der Extremitätenmuskulatur der Wirbeltiere auf, die bei Selachiern sich kontinuierlich von Muskelknospen der Myotome ableiten lässt, während der Entwicklungsgang bei den höheren Tieren mehr oder weniger verwischt wird.

Betrachten wir jetzt die weiteren Veränderungen der Augenmuskelanlagen bei den Selachiern, so bildet nach van Wijhe (75) sich aus dem ersten Kopfsomit der M. rectus superior, der M. rectus medialis, der M. rectus inferior und der M. obliquus inferior; aus dem zweiten Kopfsomit der

M. obliquus superior und aus dem dritten Kopfsomit der M. rectus lateralis. (Die Muskelbezeichnungen sind, von der Topographie beim Menschen ausgehend, auf die Tiere übertragen, obschon sie zu den Körperachsen in anderer Weise orientiert sind. Sie werden aber von homologen Nerven versorgt).

Diese glatte Ableitung einzelner Muskelgruppen des Auges aus isolierten Anlagen gelingt bei den höheren Wirbeltieren nicht.

Bei meinen Untersuchungen an Lachsembryonen hat sich zwar eine Andeutung von Kopfsomiten gezeigt, aber eine Ableitung der Augenmuskeln wie bei den Selachiern ist trotzdem nicht möglich gewesen. Ebensowenig ist dies bis jetzt für die übrigen Wirbeltierklassen gelungen. So entwickeln sich nach Kupffer (100) die Augenmuskeln von Petromyzon Planeri nicht aus den Wänden der apicalen Kopfhöhlen, sondern zum größten Teil aus der vom trabecularen Visceralbogen gebildeten mesodermalen Augenkapsel. Der M. obliquus superior entsteht aus der Muskulatur des Velums. Der M. lateralis oculi (rectus posterior) bildet wahrscheinlich einen Fortsatz des Seitenrumpfmuskels.

Bei Amphibien ist die Entstehung der Augenmuskeln noch nicht aufgeklärt (vergl. Corning, 142); auch die folgenden Wirbeltierklassen müssen auf diesen Punkt noch weiter untersucht werden.

Über die erste Entwicklung der Augenmuskeln bei Säugetieren liegt eine Arbeit Reuter's (131) vor. Nach ihm ist beim Schweineembryo von ungefähr 36 Urwirbeln die Anlage der Augenmuskeln in Form eines großkernigen und protoplasmaarmen Zellhaufens schon vorhanden, während die übrige Muskulatur des Kopfes noch nicht zu erkennen ist.

Der Zellenhaufen liegt in der Gegend, wo der Augenblasenstiel das Gehirn verlässt, neben der Chorda dorsalis, zwischen Carotis interna und Vena jugularis. Seine Form ist die eines ⋎. Die beiden bogenförmig ineinander übergehenden Schenkel der Anlage umfassen den Stiel der Augenblase. In den hinteren Stiel der Muskelanlage tritt der N. abducens ein. Die Schenkel selbst durchsetzt der N. oculomotorius von vorn und oben, um im unteren Schenkel zu enden. Der N. trochlearis erreicht die Muskelanlage erst in einem späteren Stadium, indem er an die Spitze des oberen Schenkels herantritt.

Dann wandert die Muskelanlage unter Verlust des hinten gelegenen Stieles gegen den N. opticus, wird kelchförmig, strahlt mit blätterartigen Ausläufern gegen den Augapfel aus und bildet aus den Ausläufern die einzelnen Muskeln.

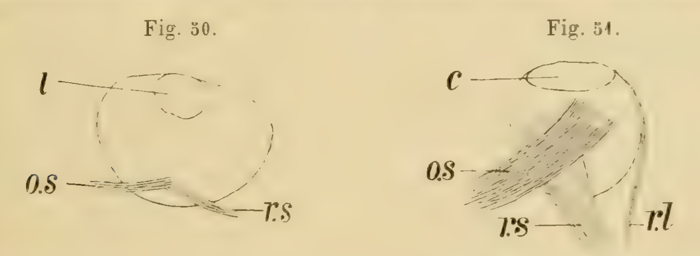
Eine Entwicklung der zu den drei getrennten Nervengebieten: N. oculomotorius, abducens und trochlearis gehörigen Muskelgruppen aus besonderen Kopfabschnitten ließ sich nicht nachweisen.

Somit gehen beim Schwein nach den Untersuchungen Reuter's die

Augenmuskeln aus einem Zellenhaufen hervor, der sich erst später aus dem Mesenchym des Kopfes differenziert und mit den drei Augenmuskelnerven verbindet. Demgemäß wäre bei den Säugetieren, speziell dem Schweine, die Metamerie des Kopfes verloren gegangen, soweit sie in der getrennten Anlage der Augenmuskeln bei niederen Wirbeltieren sich ausspricht.

Kann man somit bei den höheren Wirbeltieren den Ursprung der Augenmuskeln nicht auf einfache, gesonderte Zellgruppen zurückverfolgen, wie es VAN WIJHE bei den Selachiern gelang, so ist dafür ein anderer Nachweis über das Wachstum der einzelnen Muskeln um so sicherer zu erbringen.

Schon den älteren Beobachtern (vergl. MANZ, p. 54, I. Aufl. d. Handb. war es aufgefallen, dass die geraden Augenmuskeln bei jüngeren Embryonen nicht so weit gegen den Rand der Hornhaut vorgeschoben sind wie beim Neugeborenen und Erwachsenen. In den beiden Figuren 50 und 51 sind die Unterschiede in der Lagerung des M. obliquus superior und des M. rectus



Augen eines 43 Tage alten und eines ausgewachsenen Lachses, von oben gesehen; das jüngere Auge vergrößert, das ältere verkleinert. *l* Linse. *o.s* Musculus obliquus superior, *r.s* M. rectus superior, *r.l* M. rectus lateralis, *c* Cornea.

superior zum Cornealrande beim Lachsembryo von 43 Tagen und beim erwachsenen Lachs dargestellt. Die Abbildungen wurden auf ungefähr gleiche Größe gebracht, die vom Embryo durch Vergrößerung und die vom erwachsenen Tiere durch entsprechende Verkleinerung. Beim erwachsenen Exemplare sind beide Muskeln in den vorderen Bulbusabschnitt eingerückt: der M. obliquus superior deckt zum Teil den Ansatz des M. rectus superior und greift lateral noch über ihn hinaus. Beim Embryo liegen beide Muskeln im hinteren Bulbusabschnitte, und das bulbäre Ende des M. obliquus superior grenzt eben an das des oberen geraden Muskels. Schon am unversehrten Embryo mit den stark nach außen vorspringenden Augen lässt sich erkennen, dass die Augenmuskeln noch weit vom Cornealrande entfernt sind. Die Augen lassen sich leicht als Ganzes unversehrt herauspräparieren. Die Übersicht ist ungemein einfach zu gewinnen, indem man im vertieften Objektträger die isolierten Augen dreht. An Schnittserien ist die Lage und das Wachstum der embryonalen Muskeln noch sicherer nachzuweisen, weshalb ich mich selbstverständlich auch dieser Methode bedient habe.

Ausgedehnte Untersuchungen, über die an anderer Stelle eingehender berichtet werden soll, haben mich davon überzeugt, dass auch die Augenmuskeln demselben Wachstumsgesetze unterliegen, wie ich es früher für die Muskeln im Allgemeinen formuliert habe. Nennt man den Teil eines Nerven von seinem centralen Ursprunge bis zum Eintritt in den Muskel die extramusculäre Strecke, seine Verzweigungen im Muskel die intramusculäre Strecke, so giebt die extramusculäre Nervenstrecke den Weg an, den die erste zellige Muskelanlage bis zu ihrer Vereinigung mit dem Nerven zurückgelegt hat, und die intramusculäre Nervenstrecke die Wachstumsrichtung der quergestreiften Muskelfasern, deren Bildung erst nach der Vereinigung der Anlage mit dem Nerven erfolgt.

Die Eintrittsstelle der Nerven in die vier geraden Augenmuskeln der Säugetiere und des Menschen liegt nahe dem Foramen opticum; die Nerven erreichen jeden Muskel von der Innenseite. In den M. obliquus superior tritt der Nerv nahe dem Foramen opticum von der Außenseite ein; den M. obliquus inferior erreicht der Nerv erst in der Mitte des Muskelbauches. Man sollte demgemäß erwarten, dass der M. obliquus superior und die Mm. recti sich während des embryonalen Wachstums nach und nach dem Cornealrande nähern. Das habe ich aus Mangel an Material zwar nicht für den Menschen, wohl aber für verschiedene Säugetiere nachweisen können. Der M. obliquus superior wächst wie die Mm. recti aus der Tiefe der Orbita gegen den Bulbus vor und gelangt auch mit seiner Augenendsehne erst nach und nach aus dem vorderen in den hinteren Bulbusabschnitt.

Die Säugetiere unterscheiden sich, was den Verlauf des M. obliquus superior anlangt, von den übrigen Wirbeltieren. Bis zur Klasse der Vögel einschließlich zieht der M. obliquus superior vom Os frontale zum Augapfel, hat somit im Gegensatze zu dem gleichnamigen Muskel der Säugetiere eine recht lange extramusculäre Nervenstrecke. Durch das verschiedene Wachstum des Muskels bei den Embryonen der einzelnen Wirbeltierklassen lässt sich zeigen, dass der Muskel der Säugetiere keine direkte Weiterentwicklung von den niederen Wirbeltieren her darstellt, wie ich das früher schon aus dem Verhalten der Nerven bei erwachsenen Tieren geschlossen hatte. Der M. obliquus superior der Säugetiere ist keine Rückwärtsverlängerung des bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln nur bis zum Os frontis reichenden, kurzen Muskels. Der Säugetiermuskel wird beim Embryo in seinem hinteren Abschnitte früher angelegt und wächst von da erst nach vorn gegen das Auge.

Noch zwei Beispiele seien dafür angeführt, wie man aus dem Orte des Nerveneintrittes in den Muskel auf die Art seines Wachstums schließen kann.

Der M. rectus lateralis der Fische reicht sehr weit occipitalwärts. Der Nerv tritt von der Außenseite, etwa in der Mitte des Verlaufes ein. Die

Erwartung, dass das Auswachsen der Muskelfasern sowohl gegen das Auge als auch rückwärts gegen die Schädelbasis in Übereinstimmung mit der Nervenverteilung im Muskel erfolgen würde, bestätigte sich völlig bei der Untersuchung der betreffenden embryonalen Stadien. Auch der M. obliquus inferior der Säuger wächst entsprechend der Eintrittsstelle seines Nerven, die fast in der Mitte des Muskels liegt, sowohl gegen die Augenplatte des Oberkiefers an der Basis der Orbita, als gegen den Augapfel hin. Beim Muskelwachstum sind also zwei Bewegungen auseinanderzuhalten: die primäre Wanderung der zelligen Anlage, erkennbar an der Länge der extramusculären Nervenstrecke, und das später erfolgende Wachstum der Muskelfibrillen, das immer und bei allen Muskeln von der Form der intramusculären Nervenverteilung abgelesen werden kann.

Bekanntlich ist die Zahl der Augenmuskeln in den verschiedenen Wirbeltierklassen nicht gleich. Sechs in drei Gruppen geteilte Muskeln, entsprechend den drei motorischen Augennerven, kommen allen Wirbeltieren gleichmäßig zu. Die drei Nerven bleiben konstant, aber die Zahl der von ihnen versorgten Muskeln ist variabel. Dem Menschen fehlt der mit dem M. rectus lateralis zum Gebiete des N. abducens gehörige M. retractor bulbi. Wie den Säugetieren kommt ihm dagegen ein M. levator palpebrae superioris zu, der in den anderen Wirbeltierklassen nicht auftritt, da die Lidbildung nicht weit genug vorgeschritten ist.

Beim Menschen ist nach den Angaben von Fr. Henckel (135) an 20 mm langen Embryonen noch kein M. levator palpebrae superioris vorhanden. Seine Ableitung aus dem M. rectus superior, wie Reuter dies beim Schweine nachgewiesen hat, gelang an dem menschlichen Untersuchungsmaterial zwar nicht, wird aber für wahrscheinlich gehalten. Zuerst liegt der M. levator seitlich zum M. rectus superior (bei 60 mm langen menschlichen Embryonen), überlagert aber schon bei 75 mm langen Embryonen den medialen Rand des M. rectus superior und hat am Ende des vierten Monats die definitive Lage des Erwachsenen erreicht, indem er sowohl proximal den medialen Rand als distal den ganzen Bauch des M. rectus superior bedeckt.

Bei keinem der bekannten Säugetiere ist die Verlagerung des M. levator palpebrae superioris so weit vorgeschritten wie beim Menschen; auch ist, wenn schon die sechs Augenmuskeln ausgebildet sind, anfänglich ebensowenig wie beim Menschen und dem Schweine der M. levator palpebrae superioris schon vorhanden, wie ich beim Kaninchen und der Fledermaus feststellen konnte.

Versucht man das Typische in der Entwicklung der Augenmuskeln der Wirbeltiere zu erkennen, so ist überall eine Trennung in drei Gruppen durchgeführt. Von diesen Gruppen, mag die zugehörige Zahl von Einzelmuskeln größer oder kleiner sein, ist die erste dem N. oculomotorius, die zweite dem N. trochlearis, die dritte dem N. abducens zugeteilt. Jede derselben

entwickelt sich bei den Selachiern aus einer gesonderten Anlage. Für die Augenmuskeln der höheren Wirbeltiere hat sich diese Art der Entstehung bisher nicht nachweisen lassen, wenn auch die ZIMMERMANN'schen Angaben über die Kopfhöhlen eines 3,5 mm langen menschlichen Embryos nach dieser Richtung hin höchst bemerkenswert sind.

Nennt man die bei den Fischen vorhandenen Muskeln den archaistischen Bestand, so ist, wie die Beobachtung der entsprechenden Entwicklungsstadien zeigt, eine jede der drei Gruppen imstande, zu der ursprünglichen Zahl neue Muskeln anzulegen, die der Klasse eigentümlich sind, in der folgenden aber nicht erhalten bleiben, sondern durch andere aus dem archaistischen Bestande ersetzt werden. Es tritt also zu den ältesten sechs Augenmuskeln kein weiterer, zu einem anderen Nervengebiete gehörender oder aus einer neuen Anlage entstehender Muskel hinzu; alle neu auftretenden Muskeln spalten sich von einem der sechs ursprünglichen ab, sind selbst durch die Klassen hindurch, ja wie das Beispiel des Retractor bulbi zeigt, von Genus zu Genus inkonstant, während die anfänglichen sechs Muskeln, vier gerade und zwei schräge, der Zahl nach wenigstens, erhalten bleiben. Ob aber die archaistischen sechs Muskeln bei allen Wirbeltieren wirklich homolog sind, darf selbst an der Hand des vorläufig noch unvollständigen Beweismateriales bezweifelt werden. Die Eigentümlichkeiten des Nervenverlaufes bei den einzelnen Klassen sind nur für die zur Oculomotoriusgruppe gehörigen Muskeln dieselben. Sowohl im Trochlearis- als im Abducensgebiete zeigen sich Abweichungen, auf die aber hier nicht näher eingegangen werden kann. Wenn auch bei den Selachiern nur im Oculomotoriusgebiete eine Spaltung der einheitlichen Anlage in vier Muskeln (drei Recti und einen Obliquus) vorkommt, so zeigt doch die Entstehung des M. retractor bulbi der Säugetiere schon, dass auch das Abducensgebiet zur Polymerisierung neigt. Wäre das Material nicht so ungünstig, so würde man vielleicht entwicklungsgeschichtlich nachweisen können, dass auch der M. obliquus superior der Säugetiere ein ganz anderer Muskel als der gleichnamige der übrigen Wirbeltierklassen ist, der allmählich zu Grunde geht, aber aus derselben Anlage durch den in seiner Nervenverteilung und in seinem Verlauf durchaus verschiedenen Muskel vom Säugetiertypus ersetzt wird.

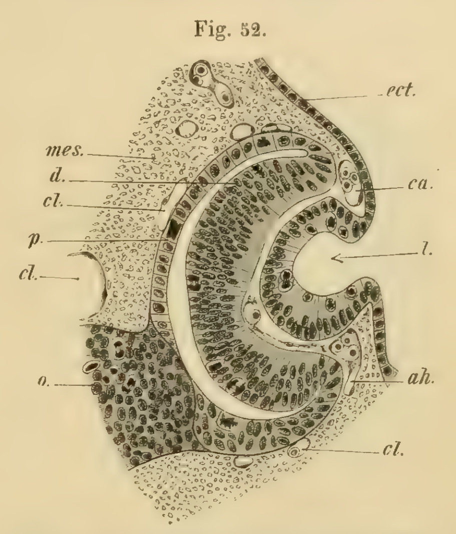
Die Wachtumsrichtung der Augenmuskeln kann wie bei den übrigen Muskeln aus dem Orte des Nerveneintrittes und der Richtung der intramusculären Nervenverzweigung erkannt werden.

Alle Muskel erreichen den Augapfel erst sekundär. Dadurch muss eine große Variabilität im Orte der sehnigen Verbindung mit der Sclera gegeben sein; Brückenbildungen zwischen benachbarten Muskeln sind ermöglicht; kurz, die Bewegungsform und Bewegungsfreiheit des Bulbus müssen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen sowohl als bei den einzelnen menschlichen Individuen großem Wechsel unterworfen sein.

Was die zeitliche Entwicklung der menschlichen Augenmuskeln anlangt, so hat Manz (50) im dritten Monat die vorderen Abteilungen desselben schon als isolierte, dünne Stränge mit deutlich quergestreiften Fasern erkennen können. Die Ansätze lagen ziemlich weit entfernt vom Cornealrande. Der M. rectus lateralis war von allen der breiteste, der M. rectus medialis kaum halb so breit wie der M. rectus lateralis. Die Anatomie der Mm. obliqui blieb unaufgedeckt.

Die Lidmuskeln sind Abkömmlinge des Platysmas. Kurz vor der Geburt ist der Orbicularis oculi bei der Maus noch nicht, an zwei Tage alten Jungen dagegen deutlich nachweisbar. Bei menschlichen Embryonen habe ich keine Untersuchungen auf diesen Punkt bis jetzt anstellen können; doch muss der Nervenverteilung gemäß der gesamte Orbicularis oculi und Sphincter palpebrarum denselben Ursprung haben, und der bei den Tieren fehlende Horner'sche Muskel sekundär in die Augenhöhle eingewandert sein.

Fig. 52.



Schnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Mäuseembryos. *ect.* Ektoderm, *ca.* Gefäß in der Gegend der künftigen Iris, *l.* Linsengrube, *ah.* Glaskörpergefäß, *cl.* Gefäße im Mesoderm an der Wand der Augenblase, *mes.* Mesoderm, *d.* distale und *p.* proximale Wand der sekundären Augenblase, *o.* Opticusstiel seitlich im Längsschnitt getroffen. (Vergr. Leitz, Syst. 5, Oc. 2.)

§ 27. **Die Entwicklung der Gefäße des Auges.** Die Kenntnis der Gefäßentwicklung des Auges wurde in letzter Zeit wesentlich durch die Untersuchungen Oscar Schultze's (114) gefördert. Da die Verdienste seiner Vorgänger von ihm gebührend gewürdigt worden sind, so darf mit bezug auf diesen Punkt füglich auf die Originalarbeit und ihr Litteraturverzeichnis verwiesen werden.

Die ersten Gefäße des Auges treten schon zu einer Zeit auf, wo die Linse noch nicht abgeschnürt ist; sie liegen im Mesoderm um die sekundäre Augenblase herum, also außen am späteren Pigmentalblatte der Retina, am Linsenhalse und im späteren Glaskörperraume. Man vergleiche hierzu die Fig. 52 von einem 0,6 cm langen Mäuseembryo. Die Gefaße enthalten kernhaltige Blutkörperchen und haben eine nur aus einer einfachen Zellenlage zusammengesetzte Wandung, sind also noch nicht in Arterien und Venen fortentwickelt, tragen vielmehr alle den Charakter der Capillaren.

Außer der Gegend des Linsenhalses sind es besonders der Augenspalt, von dem aus die jungen Gefäße zwischen Linse und distale Augenblasen-

wand eindringen und dadurch den Weg anzeigen, den das erste, völlig ausgebildete Gefäßsystem des Auges einschlagen wird. Die Gefäße dieser beiden Gegenden sind die Anlagen der Art. hyaloidea und der Art. ciliares. Die dem äußeren Blatte der sekundären Augenblase anliegenden Gefäße sind die Anfänge des Chorioidealgefäßsystems.

Das Auge der Säugetiere besitzt aber im Laufe der embryonalen Periode Gefäßbildungen, die bei der Geburt wieder geschwunden sind, während andere Gefäße, wie die der Retina, erst ziemlich spät sich heranbilden. Es wird unsere Aufgabe sein, dem Gange der Entwicklung zu folgen.

Die Gefäße des Glaskörpers. Bei dreimonatlichen menschlichen Embryonen tritt eine Arterie von der Papilla nervi optici in den Glaskörper ein, die sich sofort in eine kurze Arterie und etwa acht andere Äste teilt, die gegen die Linse hinziehen. Alle geben Glaskörpergefäße ab; der kurze Ast für den hinteren Abschnitt, die anderen für den vorderen Teil des Glaskörpers. Schon um diese Zeit finden Rückbildungen der Glaskörpergefäße statt. Bis zum 6. Monat sind die gegen die Peripherie des Glaskörpers gerichteten Gefäßäste völlig geschwunden, und die Anordnung der noch vorhandenen Gefäße ist jetzt eine solche, dass der Stamm sich erst viel näher der Linse als bei dem dreimonatlichem Embro in seine Endäste auflöst. O. Schultze bildet ein Präparat aus dieser Entwicklungsperiode vom Menschen ab. Man braucht sich aber nur die mit *s* bezeichneten Enden der in Rückbildung begriffenen Glaskörpergefäße der nebenbei reproducierten Fig. 53 vom Rind wegzudenken, um den eben vom Menschen geschilderten Zustand zu gewinnen und zu erkennen, dass beim sechsmonatlichen menschlichen Embryo die Arteria hyaloidea nur noch zur Linse hinzieht und an den Glaskörper keine Äste mehr abgiebt.

Fig. 53.



Rindsembryo von 11 cm. Sclera und Chorioides im hinteren Bulbusabschnitte entfernt; die Netzhaut *r* vom Glaskörper abgelöst und umgeklappt. Auf der Netzhaut die dreistrahlig von der Papille *p* ausgehenden Gefäße, *c* die Cornea, *s* der Glaskörper, *h* die Arteria hyaloidea. (Nach O. Schultze, Gefäßsystem im Säugetierauge l. c.)

Die Gefäße der Linse stammen aus den den Glaskörperraum von hinten nach vorn durchsetzenden Gefäßen und aus den langen Ciliararterien. Das Blut wird nur gegen die Venae vorticosae der Chorioides abgeleitet. Da die Linsenkapsel und die Pupillarmembran nur ein System von gefäßführenden Membranen darstellen, so sind mit diesen Angaben auch die Zu- und Abflusswege der Membrana pupillaris erledigt. Es ist aber, wie O. Schultze mit Recht besonders betont, verständlich, dass die dem Glaskörper zugewandten Teile der Linsenkapsel mit ihren Gefäßen eingehen

können, ohnedass gelegentlich auch der vordere Abschnitt, die sogenannte Pupillarmembran, zu Grunde geht. Da alle Abflusswege zur Uvea führen und auch Ciliararterien zum vorderen Abschnitt der Membrana capsulopupillaris gelangen, so kann der hintere, aus den Glaskörperarterien gespeiste Abschnitt eingehen, ohnedass im gegebenen Falle der vordere in Mitleidenschaft gezogen würde.

Wie die nebenstehende, nach O. Schultze kopierte Figur 54 erläutert, sind beim achtmonatlichen menschlichen Fötus die Gefäße der Pupillarmembran noch vorhanden. Das Centrum derselben ist aber frei von Gefäßen; alle biegen, bevor sie es erreichen, in Schlingen um. Vom achten Monat an beginnt beim Menschen die Rückbildung der Gefäße.

Bei den bisher untersuchten Säugetierembryonen ist in füheren Stadien das ganze Gebiet der Pupillarmembran vascularisiert. Eine gefäßfreie Mitte tritt erst später auf als Einleitung zur völligen Rückbildung, die beim Menschen schon vor der Geburt, bei den blindgeborenen Jungen der Säugetiere aber noch nicht vollendet ist. Bei der Maus sah ich die Gefäße noch deutlich erhalten am 10. Tage, beim Kaninchen am 5. Tage nach der Geburt.

Fig. 54.

Pupillarmembran des menschlichen Fötus aus dem achten Monat. *r* Randschlingen. (Nach O. Schultze, Gefäßsystem im Säugetierauge.)

Beim fünfmonatlichen menschlichen Embryo fand ich die Gefäße auf der vorderen Linsenkapsel, wie sie die Fig. 54 nach Schultze auch zeigt. Vor der Mitte der Kapsel biegen die Gefäße, die mit der Lupe schon gut sichtbar sind, in Schlingen um.

Man vergleiche zu diesem Abschnitte auch noch die Fig. 31 auf S. 38, Fig. 38 auf S. 47, Fig. 40 auf S. 49, Fig. 42 auf S. 50, Fig. 44 auf S. 54.

Die Gefäße der Retina. Die Gefäße der Netzhaut treten beim Erwachsenen durch die Arteria centralis retinae ein und durch die Vena centralis retinae aus, die dicht am Augapfel im N. opticus eingeschlossen sind. Da zu frühen Zeiten der embryonalen Periode keine Netzhautgefäße vorhanden sind, so fragt es sich, auf welche Weise sie entstehen. Das Einfachste wäre, sie von den schon vorhandenen Glaskörpergefäßen abzuleiten, wie das in der That auch fast allgemein versucht worden ist. Der Weg ihrer Entstehung ist aber ein ganz anderer.

Seine kurze vorläufige Mitteilung über die Netzhautgefäße von Embryonen leitet H. Müller (22) mit dem heute geläufigen, damals aber in seiner Bedeutung noch nur wenig gewürdigten Satze ein: »Das embryonale Verhalten der Netzhautgefäße schließt sich an die Reihenfolge nahe an, in welcher diese in der Wirbeltierreihe auftreten.«

Müller zeigt alsdann, dass wie bei Vögeln, Amphibien und Fischen so auch beim Embryo des Menschen bis 8,5 cm Länge keine Netzhautgefäße vorhanden seien, die beim Menschen entsprechend dem Eintritte des Schwundes der Pupillenhaut allmählich in der Fläche von hinten nach vorn die Retina überziehen und von der Glaskörperseite her in die tieferen Schichten eindringen.

Müller betont die Abgeschlossenheit des Gefäßnetzes gegen die Gefäße der Linse, des Glaskörpers und der Chorioidea und giebt zum erstenmale eine Erklärung für den schon vor ihm von Graefe beobachteten Mangel von eigenen Gefäßen in der fertigen Retina.

Nach ihm hat Kessler (57) noch ähnliche Angaben über die Anlage des Netzhautgefäßsystems gemacht. Mit den früheren, irrigen Vorstellungen hat aber erst, unabhängig von diesen Vorgängern, O. Schultze (114) wohl endgültig aufgeräumt. Wir folgen hier wieder seinen Angaben.

Von der Netzhautgefäßentwicklung des Menschen liegen bisher nur Beobachtungen aus dem 3. und 6. Monat vor, aus zwei Stadien, wo einmal die Gefäße fehlen, das andere Mal dagegen schon bis zur Ora serrata vorhanden sind und mit der Arteria centralis retinae zusammenhängen. Um dieselbe Zeit sind die Gefäße des Uvealtractus ebenfalls völlig ausgebildet. Fehlen somit die entscheidenden Beobachtungen beim Menschen über die Abkunft der retinalen Gefäße, so konnte Schultze an vielen Säugern den Nachweis liefern, dass die Netzhautgefäße vom Opticus her aus den Gefäßen der Chorioides in einer anfangs vom Glaskörper und der Netzhaut künstlich abzuhebenden Haut, der Membrana vasculosa retinae, sich gegen die Ora serrata hin ausbreiten. Gehen die Gefäße des Glaskörpers zurück, so wird die Verbindung der erst allmählich hohl werdenden Retinagefäße mit dem Stamme der Arteria hyaloidea eingeleitet. In der Fig. 53, S. 70 wiedergegebenen Kopie einer Figur Schultze's vom 11 cm langen Rindsembryo sind die kleeblattförmig ausgebreiteten Gefäße der Retina noch von der Art. hyaloidea, *h*, getrennt. Die Vereinigung findet erst später statt. Bei Hund, Fuchs und Katze behalten die Gefäße der Retina zeitlebens den embryonalen Charakter; eine Art. centralis retinae fehlt hier.

Sind die Retinagefäße mit der Nervenfaserschicht verwachsen, so dringen sie in die Ganglienzellenschicht weiter vor und von dort radiär bis zu der inneren Körnerschicht.

Mit der Art. centralis retinae entwickelt sich dann im Stamme des Nervus opticus auch die Vena centralis retinae, sodass nicht mehr wie anfänglich alles Blut des hinteren Bulbusabschnittes durch die Venae vorticosae, sondern das der retinalen Gefäße durch die Vena centralis retinae abgeleitet wird. Die Art. hyaloidea geht zu Grunde.

§ 28. Die Entstehung der Augenhöhle. Von den an der Bildung der Augenhöhle beteiligten Schädelknochen des erwachsenen Menschen machen vom zweiten Embryonalmonat an die Pars orbitalis des Stirnbeines, das Keilbein und das Siebbein ein knorpeliges Vorstadium durch; sie sind Teile des Primordialcraniums. Die übrigen Knochen: das Wangenbein, der Oberkiefer, das Gaumenbein und das Thränenbein entstehen aus der bindegewebigen Anlage direkt als Belegknochen. Die Augenplatte des Stirnbeines nimmt insofern eine Ausnahmestellung ein, als sie in der Form einer knorpelig vorgebildeten Platte wieder vergeht und der die Augenhöhle mitbildende Teil mit dem ganzen Stirnbein zusammen als Deckknochen sich entwickelt.

Die Verknöcherung der einzelnen Teile geschieht von bestimmten Verknöcherungspunkten aus in folgender Weise:

Im zweiten Embryonalmonat verknöchern beim Menschen nach den Angaben von Spöndli (15), Koelliker (28) und Oscar Schultze (130):

Der Oberkiefer aus mehreren Knochenkernen.

Das Wangenbein aus drei Knochenkernen.

Das Gaumenbein aus einem Knochenkern.

Im dritten Monat:

Das Thränenbein.

Das vordere Keilbein aus vier Knochenkernen, zwei in den Alae parvae und zwei im Körper. Die Kerne verschmelzen im sechsten Monat untereinander und mit dem hinteren Keilbein. Spuren der Synchondrose der vereinigten Knochen sind noch im dreizehnten Lebensjahre vorhanden.

Das hintere Keilbein aus acht Knochenkernen, wovon zwei in den großen Flügeln gelegen sind. Beim Neugeborenen sind die Alae magnae, auf die es für unsere Betrachtung ankommt, noch vom übrigen Keilbein getrennt; sie verwachsen mit ihm erst im ersten Lebensjahre.

Das Stirnbein hat am Ende des dritten Monates schon ansehnliche Knochenkerne. Die als ein Teil des Chondrocraniums angelegte Orbitalplatte geht wieder zu Grunde.

Im vierten Monat beginnt die Verknöcherung der Lamina papyracea des Siebbeins, während die nasen- und hirnwärts gelegenen Teile des Knochens zum Teil nach der Geburt noch knorpelig sind.

Die Augenhöhle ist anfänglich flach, sodass im dritten Monat noch der größere Teil des Augapfels aus ihr hervorragt. Erst im vierten bis fünften Monat vertieft und vergrößert sich die Höhle so weit, dass der vorher glatt anliegende Augapfel im hinteren Abschnitt durch das entstehende Fettgewebe von den Wänden abgedrängt und im vorderen Abschnitt mehr und mehr bedeckt wird. Aber selbst bei der Geburt ist die

Orbitalplatte des Stirnbeines noch kurz, und das Hervorragen des Margo supraorbitalis bildet sich erst später aus.

§ 29. Maßtabelle menschlicher Embryonen, das Augenwachstum betreffend. In der folgenden Tabelle findet man eine Zusammenstellung von Messungen an Augen menschlicher Embryonen und ausgetragener Früchte, wie sie Rieke (Graefe's Arch. Bd. 30, 1884), freilich nicht immer an frischen Augen ausgeführt hat. Der Autor giebt an, zusammengesunkene Bulbi mit Wasser so weit angefüllt zu haben, bis der natürliche Spannungsgrad wieder erreicht war. Wenn diese Zahlen somit auch nicht einwandsfrei sein dürften, so geben sie doch ein annähernd zutreffendes Bild von dem Fortschreiten des Wachstums.

No.	Alter	Gewicht	Größter Durchmesser des Auges	Durchmesser d. Auges vom Scheitel der Cornea bis zum Sehnerveneintritt	Breite der Cornea	Höhe der Cornea	Bemerkungen
1	4. Monat	137 g	8,7 mm	7,0 mm	4,2 mm		
2	5. Monat	350 g	10,8 mm	9,8 mm	4,9 mm		
3		400 g	10,9 mm	9,6 mm	5,2 mm		
4		530 g	11,7 mm	10,9 mm	5,9 mm		
5	7. Monat		13,9 mm	12,9 mm	7,0 mm		angeblich aus dem 7. Monat
6	7. Monat	1450 g	15,2 mm	14,5 mm	8,6 mm		
7	7. Monat	1480 g	15,5 mm	14,9 mm	8,7 mm	8,0 mm	
8		1630 g	15,1 mm	14,4 mm	8,8 mm	8,3 mm	
9		1950 g	15,2 mm	14,6 mm	9,0 mm	8,4 mm	
10	8. Monat	2100 g	16,1 mm	15,6 mm	8,6 mm		
11		2400 g	16,4 mm	15,9 mm	9,3 mm	8,9 mm	
12		2500 g	16,3 mm	15,9 mm	9,2 mm		
13	9. Monat	2550 g	16,7 mm	16,2 mm	9,5 mm		
14	Reifes Kind	3020 g	17,3 mm	17,0 mm	9,9 mm	9,5 mm	hat mehrere Stunden gelebt
15	Reifes Kind		17,8 mm	17,4 mm	10,0 mm	10,0 mm	
16	Reifes Kind		18,1 mm	17,8 mm	10,1 mm	9,7 mm	sehr kräftig, hat mehrere Tage gelebt
17	Kind von $4^1/_2$ Jahren		21,5 mm	21,3 mm	10,8 mm		
18	Erwachsener		22,5 bis 24,7 mm		11,6 mm	11,0 mm	nach der Zusammenstellung von Merkel.

Litteraturverzeichnis.

Die ältere Litteratur findet sich bei Weber und Burdach in den Handbüchern der Anatomie und der Physiologie, die neuere Litteratur bis 1870 in Nagel's ophthalmologischem Bericht vom Jahre 1870 zusammengestellt. Die umfassendsten Litteraturangaben machen für das Gesamtgebiet der Embryologie des Menschen und der Wirbeltiere Koelliker und Minot.

1828. 1. von Baer, K. E., Über Entwicklungsgeschichte der Tiere 1828—1837. (Der Schluss von Stieda herausgegeben 1888.)

1832. 2. Arnold, Fr., Anatomische und physiologische Untersuchungen über das Auge des Menschen, Heidelberg.

3. Henle, J., De membrana pupillari aliisque oculi membranis pellucentibus. Diss. inaug. Bonn.

4. Huschke, E., Über die erste Entwicklung des Auges und die damit zusammenhängende Cyclopie. Meckel's Archiv.

1835. 5. Müller, Johannes, Handbuch der Physiologie des Menschen.

6. Reich, G. F., De membrana pupillari. Diss. inaug., Berlin.

7. Valentin, G., Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin.

1837. 8. Coste, Jean J. M. C, V., Embryogénie comparée. Paris.

1839. 9. Schwann, Th., Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin.

1842. 10. Bischoff, Th., Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig.

11. Bischoff, Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen.

12. Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neufchâtel.

1845. 13. Bischoff, Th., Entwicklungsgeschichte des Hundeeies. Braunschweig.

1846. 14. Erdl, M. P., Die Entwicklung der Leibesform des Menschen. Leipzig.

15. Spöndli, Über den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Zürich.

1847. 16. Brücke, E., Anatomische Beschreibung des menschlichen Augapfels. Berlin.

17. Coste, Jean, Histoire du développement des corps organisés. Paris 1847—1859.

1848. 18. Schöler, H., De oculi evolutione in embryon. gallinac. Diss. inaug. Dorpat.

1850. 19. Gray, On the development of the retina and the optic nerv. Philosophic. Transactions. London. I. p. 189.

1851. 20. Meyer, H., Beiträge zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Müller's Archiv.

21. Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.

22. Müller, H., Gesammelte Schriften von 1851—1861, herausgegeben von O. Becker. Leipzig.

1852. 23. Bischoff, Th., Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Gießen.

1854. 24. Bischoff, Th., Entwicklungsgeschichte des Rehes. Gießen.

1855. 25. von Koelliker, A., Über die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.

26. Remak, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin.

1858. 27. von Ammon, Fr., Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe's Arch. Bd. IV. 1.

1861. 28. von Koelliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. I. Aufl. 1861. II. Aufl. Leipzig 1879.

1862. 29. Reichert. B., Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig.
30. Schmidt. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool. XI. Bd.
31. Stricker. S., Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachiereiern. Zeitschr. f. wiss. Zool. XI. Bd.
1863. 32. von Becker. Fr. J.. Untersuchungen über den Bau der Linse bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Graefe's Arch. Bd. IX, 2.
33. Babuchin. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Würzburger Verhandl. Bd. IV.
1864. 34. Steinlin. W., Beiträge zur Anatomie der Retina. Verhandl. d. naturw. Ges. zu St. Gallen. 1864/65.
1865. 35. Babuchin, Vergleichend-histologische Studien nebst einem Anhange zur Entwicklungsgeschichte der Retina. Würzb. naturwiss. Zeitschr. Bd. V.
1866. 36. Hensen, V., Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. II.
37. Schweigger-Seidel. Fr., Lösung der Augenlider. Virchow's Arch. Bd. 37. p. 228—230.
38. Schultze, Max. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. II. 1866 und Bd. III. 1867.
1867. 39. Schenk. S., Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische. Wiener Sitz.-Ber., Math.-phys. Kl. 55. Bd.
1868. 40. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig.
1871. 41. Kessler. L.. Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Diss. inaug. Dorpat.
1872. 42. Lieberkühn, N.. Über das Auge des Wirbeltierembryos. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. Bd. 10.
43. Sernoff, D.. Zur Entwicklung des Auges. Centralblatt für die medicin. Wissenschaften. No. 13.
44. Ranvier. L., Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs. Arch. de Physiologie. T. IV.
45. Babuchin, Linse. Stricker's Handb. d. Gewebelehre.
1873. 46. Oellacher, Fischlinse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII.
47. Boll, Fr., Die Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane. Berlin.
1874. 48. Müller. W., Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere. Festgabe an C. Ludwig. Leipzig.
49. Arnold, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg.
1875. 50. Manz. V.. Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. D. Handbuch. I. Aufl. II. Bd.
51. v. Mihalkovics, V., Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. (Linse.)
52. Goette, A., Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.
1876. 53. Foster u. Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Tiere, Deutsch von Kleinenberg. Leipzig.
54. Würzburg, A.. Zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierauges. Inaug.-Diss. Berlin.
55. Würzburg, A., Arch. f. Augen- u. Ohrenheilkunde. Bd. V. 2. Abt.
56. Born, G., Thränennasengang. Morphol. Jahrb. Bd. II.
1877. 57. Kessler. L., Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig.
58. Lieberkühn, N.. Zur Anatomie des embryonalen Auges. Schriften d. Ges. z. Bef. d. g. Naturw. Marburg.
1878. 59. Goette, A., Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XV. (Teleostierauge.)
1879. 60. Angelucci. A.. Vorderer Uvealtractus. Centralbl. f. d. medicin. Wissenschaften.

1879. 61. Angelucci, A., Regia Acad. dei Lincei 1879—1880.
62. Lieberkühn, N., Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Anat. Abt.
63. Born, G., Thränenorgane. Morphol. Jahrb. Bd. V.
64. Schwalbe, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaften. Bd. XIII.
65. van Bambeke, Ch., Contribution à l'histoire du développement de l'œil humain. Annales de la société de médecine de Gand.
66. His, W., Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol.
1880. 67. His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. Heft I, II u. III. Leipzig 1880—1885.
1881. 68. Legal, E., Zur Entwicklungsgeschichte des Thränennasenganges bei Säugetieren. Breslau.
69. Angelucci, A., Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XIX.
70. Marshall, A. M., Quarterly Journal microsc. sc. Vol. 21. (Kopfhöhlen.
71. Königstein, L., Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXVII. (Pupillarmembran.)
72. Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. Vetter. Jena.
1882. 73. Henle, J., Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XX, p. 413. (Linse.)
74. Krause, W., Morphol. Jahrb. Bd. VII. (Ganglion ciliare.)
1883. 75. van Wijhe, J. W., Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandelingen d. k. Acad. d. Wetensch. Amsterdam. D. 22.
76. von Koelliker, A., Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Festschr. d. Univers. Zürich gewidmet. Würzburg. 23 pag. 4 Tafeln.
77. Koganei, Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIII. (Retina.)
78. Born, G., Thränennasengang. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.
79. Legal, E., Thränennasengang. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.
1884. 80. Königstein, L., Cilien und Meibom'sche Drüsen. Arch. f. Ophth. Bd. XXX.
81. Hoffmann, C. K., Linse. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIII, p. 82.
1885. 82. Altmann, R., Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. (Mitosen im Centralnervensystem.)
83. Rubattel, R., Recherches sur le développement du cristallin chez l'homme et quelques animaux supérieurs. Recueil zoologique suisse. Sér. I. T. 2.
1886. 84. Gottschau, Zur Entwicklung der Säugetierlinse. Anatom. Anzeiger. 1. Jahrg.
85. Hoffmann, C. K., Gangl. ciliare der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XI, p. 203.
86. Keibel, F., Arch. f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. p. 358—369. (Glaskörper.)
87. Koranyi, A., Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. III. (Linse.)
88. Rauber, A., Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 26, p. 623. (Mitosen des Centralnervensystems.)
1887. 89. Heape, W., Quarterly Journal microsc. sc. Vol. XXVII, p. 123—163. (Augenblase.)
90. Beard, J., Anatom. Anzeiger. (Ganglion ciliare.)
91. Falchi, Fr., Arch. ital. biol. Bd. 9, und Arch. f. Ophthalmol. Bd. XXXIV, II, p. 67—108. 1888.
92. His, W., Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 447.
1888. 93. His, W., Geschichte des Gehirns etc. beim menschlichen Embryo. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. XIV.

1888. 94. Ewetzky, Th., Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXXIV, Abth. I, p. 23—36. (Thränennasengang.)
95. Chievitz, J. H., Anat. Anzeiger. Bd. III, p. 579—583.
1889. 96. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. (Auch separat erschienen.)
97. Wilson, H. V., Embryology of the Sea bass. Bulletin of the U. St. fish commission. Vol. IX, p. 243.
98. Keibel, F., Opticus. Deutsche med. Wochenschr. p. 116.
1890. 99. Chievitz, J. H., Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, p. 332—366. (Area und Fovea centralis.)
100. Kupffer, C., Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXV.
101. Martin, P., Anat. Anzeiger, p. 530—532. (Oculomotorius und Trochlearis.)
102. Seiler, H., Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. p. 236—249. (Conjunctivalsack.)
1891. 103. Antonelli, Arch. ital. biol. Bd. XIV, p. 132—135. (Ganglion ciliare.)
104. Dogiel, A., Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII, p. 419—472.
105. Froriep, A., Anat. Anzeiger. p. 155—161. (Sehnerv.)
106. Peters, A., Zehender's klin. Monatsblätter f. Augenheilkde. (Thränennasengang.)
107. Platt, Julia B., Anat. Anzeiger. p. 251—265. (Augennerven.).
108. Dohrn, A., Mitteil. d. Zool. Stat. zu Neapel. (Kopfnerven.)
109. Rieke, A., Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXXVII. Abt. I. p. 62—96. (Pigmentierung der Chorioides.)
110. Schultze, O., Verhandl. d. anat. Ges. p. 174—180. (Netzhautgefäße.)
111. Kupffer, C., Verhandl. d. anat. Ges. p. 22—25.
1892. 112. Minot, Ch. S., Human embryology. New York.
113. Assheton, R., On the development of the optic nerve of vertebrates. Journ. of microsc. science. Vol. 33. p. 85—104.
114. Schultze, O., Zur Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems im Säugetierauge. Festschrift z. 50jährigen Doktorjubiläum Koelliker's. Leipzig.
1893. 115. Eycleshymer, A. C., Journ. of Morphol. Vol. VIII. p. 189—193. (Optic vesicle in Amphibia.)
116. Mall, F., Journ. of Morphol. Vol. VIII, p. 415—432. (Histogenesis of the Retina.)
117. Ciaccio, Arch. ital. biol. T. XIX. p. 232—240. (Augenblase und Glaskörper.)
118. Krischewsky, J., Zur Entwicklung des menschlichen Auges. Würzburg.
119. Locy, W. A., The optic vesicles of elasmobranchs and their serial relation to other structures on the cephalic plate. Journ. of Morphol. Vol. IX. p. 115.
120. Nussbaum, M., Augenmuskeln. Anat. Anzeiger.
1894. 121. Nussbaum, M., Verhandl. d. anat. Ges. (Augenmuskeln.
122. Kupffer, C., Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 2. München und Leipzig.
123. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anzeiger. Bd. IX. p. 638.
124. Retzius, G., Anat. Anzeiger. Bd. IX. p. 633. (Ganglion ciliare.)
125. Rüdinger, N., Verhandl. d. anat. Ges. p. 177. (Glaskörper.)
1895. 126. Schön, W., Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. p. 417—422. Taf. 14. (Ora serrata.
127. Keibel, F., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Morphol. Arbeiten, herausg. v. Schwalbe. Bd. V.

1896. 128. Dixon, Fr., Scientific transactions of the Royal Dublin Society. Vol. VI. Ser. II.
129. Locy, W. A., Journ. of Morphol. Vol. XI. p. 497. (Head of vertebrates.)
130. Schultze, O., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1896—1897.
1897. 131. Reuter, K., Über die Entwicklung der Augenmuskulatur beim Schwein. Anat. Hefte. I. Abt. IX. Bd. p. 365—387.
132. Cirincione, Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Suppl. p. 171—192. (Linsenkapsel.)
133. Kochs, W., Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIX. p. 441—461. (Regeneration der Linse.)
1898. 134. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena.
135. Henckel, Friedr., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Anat. Hefte. p. 487. (Levator palp. super.)
136. Strahl, H., Zur Entwicklung des menschlichen Auges. Anat. Anzeiger. p. 298.
137. Kollmann, J., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena.
138. Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. (Auch separat erschienen.)
1899. 139. Rabl, C., Teil II. Ebenda. Bd. 65. (Auch separat erschienen.)
140. Zimmermann, K. W., Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LIII. p. 481—484 (Kopfhöhle beim Menschen.)
141. Nussbaum, M., Entwicklung der Augenmuskeln bei den Wirbeltieren. Niederrh. Ges. 15. Mai.
142. Corning, H. K., Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. XXVII. p. 173. (Kopfhöhle u. Augenmuskeln.)



Kapitel IX.

Die Missbildungen und angeborenen Fehler des Auges.

Von

Eugen von Hippel

Professor in Heidelberg.

Mit 34 zum Teil farbigen Figuren im Text und auf 4 Tafeln.

Eingegangen im Januar 1900.

I. Einleitung.[1]

§ 1. Allgemeine Ätiologie. Störungen in der Entwicklung des Auges können von der Zeit der ersten Anlage desselben bis zur Geburt eintreten. Nicht immer ist es möglich, aus der vorliegenden Missbildung bestimmte Schlüsse auf die Zeit ihrer Entstehung zu ziehen, oft genug weisen aber die vorgefundenen Anomalien mit Sicherheit auf gewisse Phasen der Entwicklung hin. Schon die Ausstülpung der primären Augenblase kann fehlen, ohne dass sonstige Anomalien der Embryonalanlage zu bestehen brauchen, wie eine Beobachtung von Hess (6) beweist. Eine Anzahl von Missbildungen hat man ferner auf Entwicklungsstörungen der primären Augenblase zu beziehen gesucht. Die Deutung dieser Fälle kann aber, wie bei den einzelnen Kapiteln näher ausgeführt werden wird, für viele der so aufgefassten Fälle nicht als genügend sichergestellt angesehen werden.

Sehr häufig sind dagegen jene Missbildungen, bei welchen irgend welche Anomalien im Schlusse der Fötalspalte oder in der Ausbildung der an dieselbe grenzenden Teile eine Rolle gespielt haben, woraus man annähernd die Zeit der Entstehung erschließen kann.

---

1) Aus der Arbeit von Manz in der ersten Auflage dieses Handbuchs habe ich einzelne Stellen, besonders Schilderungen klinischer Befunde, übernommen.

Aber auch der in seiner Form bereits vollständig ausgebildete Augapfel erleidet im intrauterinen Leben mannigfache Veränderungen; dieselben gleichen oft so sehr denjenigen, welche auch nach der Geburt durch Augenkrankheiten hervorgebracht werden, dass sie sicher der größten Mehrzahl nach als fötale Krankheiten aufgefasst werden müssen. Wir werden sehen, dass die Grenze zwischen Bildungsanomalien im engeren Sinne und fötalen Krankheiten keine scharfe ist und die Entscheidung, welche Auffassung im einzelnen Falle die größere Wahrscheinlichkeit besitzt, oft äußerst schwierig und unsicher, ja dass es wohl denkbar ist, dass fötale Krankheiten zu echten Missbildungen die Ursache abgeben.

Betrachten wir die Missbildungen und angeborenen Fehler des Auges im Zusammenhang, so ergiebt sich bei aller Verschiedenheit der einzelnen Formen eine enge Zusammengehörigkeit. Nur der leichteren Orientierung wegen müssen sie getrennt besprochen werden, es wird aber wiederholt in den einzelnen Abschnitten auf ihre nahen Beziehungen hingewiesen werden. Dieselbe ergiebt sich bei den Colobomen von Iris, Ciliarkörper, Chorioidea, Retina und Sehnerv von selbst. In engster Beziehung zum Colobom steht der Mikrophthalmus. Die höchsten Grade desselben führen zum Anophthalmus. Beide Anomalien sind vielfach verbunden mit den sogenannten Orbitalcysten, die wieder untrennbar zum Colobom gehören. Beim Colobom sowie beim Mikrophthalmus finden sich häufig Stränge, welche die A. hyaloidea und Verzweigungen derselben enthalten, dieselben kommen aber auch isoliert vor. Angeborene Hornhauttrübungen sind ungemein häufig beim Mikrophthalmus. Die Irideremie kann nicht nur theoretisch als höchster Grad des Iriscoloboms aufgefasst werden, sondern ihre nahen Beziehungen sowohl zum typischen als atypischen Colobom werden durch schlagende Beispiele erläutert.

Dies Verhalten spricht wieder indirekt für eine nahe Verwandtschaft zwischen typischen und atypischen Colobomen. Ein Colobom des Fundus ist überaus häufig bei der Cyclopie, auch kann hierbei gleichzeitig Mikrophthalmus und scheinbarer Anophthalmus bestehen. Letzterer Zustand findet sich ebenfalls beim Kryptophthalmus. Beim Lidcolobom und den epibulbären Dermoiden sind wieder Colobom, Mikrophthalmus, Corektopie nicht allzu selten.

Rechnen wir hierzu noch das verhältnismäßig häufige Vorkommen von anderen Missbildungen des Körpers, z. B. Mikrocephalie, Missbildungen der Genitalien, Hasenscharten, Gaumen- und Gesichtsspalten, Syndaktylie, Bauchbruch, Hautanhänge, Acephalie u. s. w., so werden wir darauf hingedrängt, in letzter Linie nach gemeinsamen Ursachen zu suchen, welche dadurch, dass sie zu verschiedenen Zeiten und in verschiedener Intensität auf das in der Entwicklung begriffene Organ einwirken, zum Entstehen so wechselvoller Bilder die

Veranlassung gaben. Die größte Wahrscheinlichkeit werden die Erklärungen besitzen, welche auf die meisten der vorkommenden Missbildungen angewendet werden können. Wir sind aber von der Möglichkeit einer einheitlichen, umfassenden ätiologischen Darstellung noch so weit entfernt, dass es notwendig ist, bei den einzelnen Abschnitten die wichtigeren der bisher gegebenen Erklärungsversuche kritisch zu besprechen. Hier mögen nur einige allgemeinere Erörterungen Platz finden.

A priori könnte man das Auftreten von Missbildungen aus einer fehlerhaften Beschaffenheit des Keimes, also einer inneren Ursache erklären, andererseits könnten bei normaler Beschaffenheit desselben vom ersten Momente seiner Entwicklung an äußere Einwirkungen auf denselben zu Abweichungen von der Norm führen. Eine Mittelstellung würden diejenigen Ursachen einnehmen, welche in fehlerhafter Beschaffenheit der Eihäute liegen, wobei die letztere wieder in einer Anomalie des Keimes ihre erste Ursache haben könnte. In Bezug auf den Embryo werden wir diese zu den äußeren Ursachen rechnen dürfen.

Fehlerhafte Beschaffenheit des Keimes könnte auf erbliche Einflüsse zurückgeführt werden, wir werden daher zu untersuchen haben, wieweit solche bei den Missbildungen des Auges nachzuweisen sind.

Innere wie äußere Ursachen können eine Beeinträchtigung des Bildungstriebes zur Folge haben und so zu sogenannten Hemmungsbildungen die Ursache abgeben. Als solche bezeichnen wir Missbildungen, welche dadurch ausgezeichnet sind, dass das fertige Organ einen Zustand aufweist, wie er normaler Weise einer früheren Entwicklungsphase zukommt. Im einzelnen Falle wird zu untersuchen sein, wodurch die Hemmung der Entwicklung zustande kam. Je früher die Störung eingesetzt hat, desto schwerer wird es sein, die wirksame Ursache mit Sicherheit zu erkennen, deshalb haben die meisten Erklärungsversuche bis auf den heutigen Tag einen durchaus hypothetischen Charakter, was nicht scharf genug betont werden kann.

Die experimentelle Teratologie hat gezeigt, dass es eine große Reihe äußerer Ursachen giebt, durch welche aus normalen Keimen Missbildungen hervorgebracht werden können. Traumen, Erschütterungen, Druck, Temperaturschwankungen, chemische Lösungen verschiedener Art kommen in Betracht. Hertwig (9) beobachtete die Entwicklung befruchteter Froscheier in Kochsalzlösungen verschiedener Stärke und erzielte durch 0,6 % Kochsalzlösung eine verzögerte Entwicklung der Medullarwülste, bei Axolotl-Embryonen durch 0,6—0,8 % Kochsalzlösung eine Hemmung im Verschluss des Medullarrohres, also eine Störung, die eine große Analogie mit dem verhinderten Verschluss der Augenspalte besitzt.

Bei den hereditären Einflüssen ist zu unterscheiden zwischen ererbten Anomalien, die im Keime gelegen sind, und dem Übergange von

Krankheiten der Mutter auf den Fötus. Bei letzteren kann wieder der direkte Übergang von pathogenen Mikroorganismen sowie eine fehlerhafte Beschaffenheit des dem Fötus zugeführten Nährmaterials in Frage kommen. Krankhafte Zustände der Placenta und der Uterusschleimhaut können auf die Blutbildung des Foetus schädlichen Einfluss üben und zu Ernährungsstörungen führen.

Von erblichen Einflüssen werden wir sprechen dürfen, wenn in mehreren Generationen derselben Familie oder wenigstens bei Eltern und Kindern gleiche oder ähnliche Missbildungen vorkommen, während das Befallensein mehrerer Geschwister normaler Eltern weit weniger Beweiskraft hat.

Betrachtet man nun die umfangreiche Litteratur der angeborenen Missbildungen des Auges, so ergiebt sich, dass Vererbung durch mehrere Generationen zu den selteneren Ereignissen gehört. Die einzige mir bekannte Missbildung, bei welcher sie geradezu häufig vorkommt, ist die Irideremie. Ferner sind einige Beispiele von direkter Vererbung des Mikrophthalmus bemerkenswert. Beim Anophthalmus sind mir nur zwei Beispiele bekannt. Häufig dagegen ist die direkte Vererbung der Katarakt, die aber wohl zu den Krankheiten im engeren Sinne zu zählen ist. Beim Colobom ist die direkte Vererbung keinesfalls häufig zu nennen.

Vielfach ist es wohl möglich, dass man da, wo eine direkte Vererbung nicht zu erweisen ist, an einen Atavismus zu denken hat. So ist beim Albinismus sehr oft in der Ascendenz vom Vorkommen der gleichen Anomalie nichts bekannt, und doch lehren die Verhältnisse bei Tieren, dass der Albinismus eine ausgesprochen erbliche Anomalie darstellt.

Bei manchen Missbildungen ist eine Vererbung so gut wie ausgeschlossen: Individuen mit doppelseitigem Anophthalmus oder Cyclopie werden im allgemeinen keine Nachkommenschaft haben, erbliche Einflüsse sind also sicher nicht notwendig zum Zustandekommen von Missbildungen des Auges.

Von Interesse ist das Vorkommen angeborener Fehler der Augen bei Tieren, deren Eltern experimentell erzeugte Augenkrankheiten besaßen, wie es in den Beobachtungen von Samelsohn (1) und Deutschmann (2) sich findet. Dieselben werden beim Mikrophthalmus Erwähnung finden.

Noch auffallender sind die Augenaffektionen, welche Brown-Séquard (4) bei der Nachkommenschaft von drei Meerschweinchen erhielt, denen er das Corpus restiforme durchschnitten hatte: bei dem größten Teil traten meist erst nach der Geburt Hornhauttrübungen, Linsen- und Glaskörpertrübungen und oft eine allmähliche Atrophie des ganzen Bulbus auf. Die Deutung dieser Befunde ist wohl noch zu unsicher, um hier näher erörtert zu werden. Außer der direkten Heredität hat man der Inzucht eine ursächliche Rolle bei der Entstehung von Missbildungen zugeschrieben. So gewiss der schädliche Einfluss der Verwandtenehen, z. B. bei der Retinitis pigmentosa zu

Tage tritt, so zweifelhaft scheint mir die Bedeutung dieses Momentes bei den eigentlichen Missbildungen. Laqueur (10) hält ihn beim Mikrophthalmus und Maculacolobom für allgemein anerkannt; ich kann mich von der Richtigkeit dieses Satzes nicht überzeugen. Consanguinität der Eltern scheint mir bei diesen Missbildungen nicht oft genug vorzuliegen, um das Spiel des Zufalls auszuschließen.

Unter den Fällen, in welchen man an hereditäre Einflüsse denken kann, weil bei mehreren Geschwistern angeborene Fehler auftraten, finden sich nicht wenige, in welchen es sich um ganz zweifellose angeborene Krankheiten oder deren Ausgänge handelte; dahin gehören z. B. das angeborene Totalstaphylom der Cornea, adhärente Leukome, das Ulcus internum corneae, der Hydrophthalmus congenitus. Da die betreffenden Augen, soweit sie anatomisch untersucht wurden, die gleiche Beschaffenheit zeigten wie solche, bei denen die Krankheit nach der Geburt entstanden war, dürfen wir auch die gleiche Entstehungsursache, d. h. die Einwirkung pathogener Mikroorganismen auf das fötale Auge annehmen. Die Infektion kann entweder von der Oberfläche desselben oder endogen stattfinden.

Principielle Bedenken gegen die Möglichkeit des Überganges eitererregender und anderer Mikroorganismen auf die Frucht und dadurch verursachter Augenerkrankungen derselben scheinen mir keine Berechtigung zu haben. Wie weit diese Ätiologie in Betracht zu ziehen ist, wird bei den einzelnen Formen der Missbildungen zu besprechen sein. Zur Infektion des Fötus durch die Mutter ist eine Allgemeinerkrankung derselben nicht notwendig, eine Erkrankung der Uterusschleimhaut oder der Placenta kann dazu, wie man annehmen darf, genügen[1]). Wir brauchen auch, wenn der Fötus erkrankt, nicht unbedingt den Übergang von Bakterien auf denselben vorauszusetzen; Diffusion chemisch differenter Stoffe durch die Eihäute hindurch könnte auch in Frage kommen und zwar um so mehr, je jünger und zarter der Fötus ist; ich erinnere nur an die Wirkung der Kochsalzlösung in Hertwig's Experimenten.

Muss man nun auch bei den meisten der zweifellosen Produkte fötaler Augenkrankheiten den Beginn der Erkrankung in eine spätere Zeit der Entwicklung verlegen, so haben wir doch a priori keinen Grund anzunehmen, dass Fötalkrankheiten nicht schon in sehr früher Zeit der Entwicklung entstehen könnten. Man muss hierbei den Begriff der »Entzündung« nicht zu sehr in den Vordergrund drängen. »Von einer Entzündung,« sagt Marchand (11), »kann in den früheren Stadien der Embryonalentwicklung nicht die Rede sein; denn dieser Zustand setzt gewisse Eigenschaften und Bestandteile der Gewebe voraus, welche der Embryonalanlage noch nicht zukommen.« Das ist vom anatomischen Stand-

1) Vergl. Leber u. Addario (12).

punkt gewiss richtig; sprechen wir aber nicht von Entzündung, sondern im allgemeinen von Krankheit und legen den Nachdruck darauf, dass eine von außen kommende, gewissermaßen zufällige Schädlichkeit die Embryonalanlage trifft, so müssen wir auch voraussetzen, dass die Zellen derselben in irgend einer Weise, die wir nicht näher kennen, auf den Reiz reagieren werden. So könnte Zurückbleiben im Wachstum oder atypische Entwicklung gewisser Teile ihre Erklärung finden. Durch Krankheit bedingte Hemmung des Wachstums könnte z. B. fehlenden Verschluss der Augenspalte bedingen (Leber). So wie im extrauterinen Leben könnten auch zur Fötalzeit entstandene Krankheitsprozesse des Auges spurlos zurückgehen und brauchten nur die Folgen derselben als Bildungsanomalien erkennbar zu bleiben. Deshalb ist der Mangel anatomisch nachweisbarer Residuen von Entzündung in missbildeten Augen noch kein strikter Beweis gegen die Entstehung der Bildungsanomalie durch fötale Krankheit.

Wahrscheinlich kann dasselbe Auge zu verschiedenen Zeiten seiner Entwicklung von Störungen betroffen werden. So müssen die entzündlichen, manchmal sicher angeborenen Veränderungen der Augenhäute in colobomatösen Augen sicher später entstanden sein als das Colobom selber.

Die oben angedeutete, neuerdings von Leber[1]) ausgesprochene Vorstellung, dass eine congenitale Krankheit durch Behinderung, Hemmung des Wachstums der Augenanlage zur Enstehung einer sogenannten Hemmungsbildung führen könne, ist geeignet, die Gegensätze der bisherigen Anschauungen bis zu einem gewissen Grade auszugleichen: Der von Deutschmann (3) unternommene Versuch, alle Missbildungen als Produkte fötaler Entzündung zu deuten, stieß auf vielfachen Widerspruch, weil dabei der Entzündungsbegriff zu sehr in den Vordergrund tritt und eine isolierte Lokalisation der Entzündung gerade an der Stelle angenommen wird, wo sich die Missbildung findet. Gerade für die typischsten Missbildungen wurde energisch der Charakter einer Hemmungsbildung mit Ausschluss entzündlicher Vorgänge reklamiert. Wenn nun auch als Ursache der Entwicklungshemmung abnorme Persistenz bezw. atypische Entwicklung gewisser, an sich normaler Bestandteile angegeben wird, so fehlt doch vollkommen eine Erklärung, warum diese Dinge sich atypisch entwickeln und deshalb schwerer der normalen Rückbildung zugänglich werden. Denn die bloße Annahme von Anomalien des Bildungstriebes kann, wie Leber betont, nicht einen Mangel einzelner Teile des Auges bei normaler Beschaffenheit der übrigen erklären. Hier könnte die Leber'sche Hypothese einsetzen.

Auf gröbere Traumen können höchstens ganz vereinzelte angeborene

1) Ähnliche Ansichten hat übrigens auch Fick geäußert (Ergebnisse d. path. Anat. 1895).

Fehler des Auges zurückgeführt werden, dagegen spielt ein längere Zeit wirkender Druck zweifellos eine sehr wichtige Rolle. Abnorme Zustände des Amnions sind es, die hier in Frage kommen, und zwar sowohl pathologische Enge desselben als strangförmige Adhäsionen, die ja auch bei der Entstehung vieler anderer Missbildungen am Körper von großer Bedeutung sind. v. Duyse (8) schreibt dem Amnion eine sehr große Wichtigkeit zu, er will z. B. die Entstehung von Polycorie, Aniridie, atypischem Iriscolobom, Corektopie und Linsenektopie durch Entwicklungsstörungen erklären, welche die pathologische Beschaffenheit des Amnions verschuldet. Diese Ansicht ist nicht zu beweisen; auf diejenigen Anomalien dagegen, bei deren Entstehung das Amnion sicher eine Rolle spielt, wird in den betreffenden Abschnitten verwiesen werden.

Man hat auch die Annahme gemacht, dass die Missbildungen des Auges sekundäre Veränderungen seien, welche ihre Ursache in einer primären Entwicklungsstörung des Gehirnes hätten. Die Lehre stützt sich darauf, dass ja ursprünglich Sehnerv und Retina vorgeschobene Teile des Gehirnes sind und dass der Stiel der primären Augenblase in offener Verbindung mit der Höhle des Gehirnes steht, ferner auf die von Kundrat besonders in den Vordergrund gestellte Thatsache, dass bei Mikrophthalmus meistens auch Mikrocephalie bestände. Abgesehen davon, dass dies in sehr vielen Fällen nicht zutrifft, muss man sich doch fragen, ob jene Lehre eine wirkliche Erklärung der Missbildungen des Auges liefert. Es entsteht doch sofort wieder die Frage, wodurch die Missbildung des Gehirnes entstanden ist, und wenn man hierfür irgend eine Ursache annimmt, so ist nicht abzusehen, warum nicht dieselbe Ursache Gehirn und Auge getroffen haben soll. Mehrere Fälle, in welchen beide Teile von schweren Missbildungen betroffen waren (Virchow-Bernheimer, 7, Rindfleisch, 5) sprechen durchaus für eine solche Annahme. Es liegen sogar Beobachtungen vor, wo bei Hühnerembryonen trotz unvollkommener Bildung der Gehirnblasen die Augenanlagen keine auffallende Störung erlitten hatten; ferner eine von hochgradiger Cyclopie des Gehirnes und der Nase mit normalen Augen. Hier hat die Entwicklungsstörung das Gehirn also in einer außerordentlich frühen Zeit betroffen, ohne dass die Augen abnorme Entwicklung zeigten. Eine gegenseitige Beeinflussung beider ist damit natürlich nicht ausgeschlossen. So fehlen bei der Anencephalie die Nervenfasern in Opticus und Retina, in letzterer auch die Ganglienzellen; so fehlt beim Anophthalmus oft die ganze optische centrale Bahn in einer Ausdehnung, wie sie Verlust eines Auges beim Erwachsenen nie zu Wege bringt. Trotzdem können diese Erscheinungen ohne Schwierigkeit als sekundäre Degenerationen gedeutet werden. Dass eine direkte trophische Abhängigkeit des Auges vom Gehirn überhaupt nur in den allerfrühesten Stadien denkbar ist, beweist die Entwicklung der Augen bei der Anencephalie.

II. Missbildungen einzelner Teile des Auges.

§ 2. Coloboma oculi. Mit dem Namen Colobom (wörtlich: Verstümmelung) bezeichnet man Defekte in gewissen Teilen des Auges, welche in der großen Mehrzahl der Fälle durch ihre Form und Lage — nach unten bezw. unten innen — etwas Charakteristisches, Typisches haben. Die Untersuchungen der letzten 20 Jahre haben nun aber gezeigt, dass angeborene Defekte, welche klinisch und anatomisch den in der Richtung der Augenspalte gelegenen nahezu oder vollständig gleichen, auch in allen möglichen anderen Richtungen vorkommen können. Wir sprechen daher von typischen und atypischen Colobomen der einzelnen Teile des Auges, noch besser vielleicht von abwärts und nach innen, oben u. s. w. gelegenen Colobomen der Iris, Linse u. s. w.

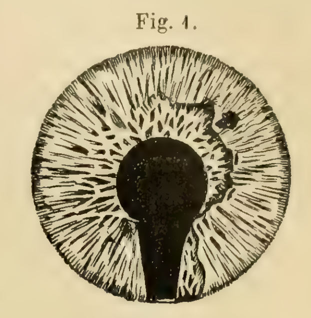
Da die typischen und atypischen Colobome in klinischer Beziehung zweifellos zusammengehören und die Frage, ob ihre Entstehung prinzipiell vollkommen verschieden aufzufassen ist, noch nicht als endgültig gelöst angesehen werden darf, so werde ich der Übersichtlichkeit wegen die Colobome jedes Teils (Iris, Linse, Chorioidea u. s. w.) im Zusammenhange abhandeln. Um Wiederholungen nach Möglichkeit zu vermeiden, soll eine Besprechung der Entstehung sämtlicher Colobome des Bulbus im Zusammenhang nach Darstellung der klinischen und anatomischen Verhältnisse gegeben werden.

§ 3. Colobom der Iris. Iridoschisma (Gescheidt). Das typische Colobom der Iris, welches die große Mehrzahl der Fälle von Colobom umfasst, stellt einen nach unten oder unten und etwas nach innen gelegenen Spalt der Regenbogenhaut dar. Die Größe desselben beträgt meist $^1/_6$ bis $^1/_5$, höchstens $^1/_4$ des Irisumfangs. Die häufigste Form ist die eines gothischen Bogens oder eines gleichschenkligen Dreiecks mit leicht ausgebogenen Schenkeln, dessen abgerundete Spitze in der Nähe des Ciliarrandes gelegen ist. Der Übergang in die Pupille erfolgt stets mit einer Abrundung, die Spitze reicht entweder bis zum Ciliarrand (totales C.) oder ist von demselben durch eine Gewebsbrücke getrennt (partielles C.). In seltenen Fällen ist die Convergenz der Schenkel eine sehr geringe, selbst Parallelismus und leichte Divergenz kommt vor, sodass dann die Form eines Schlüsselloches entsteht, besonders wenn der Übergang in die Pupille eine leichte Verschmälerung zeigt.

Der geringste Grad des Coloboms ist dargestellt durch einen in der unteren Medianlinie verlaufenden, pigmentlosen Streifen (Pseudocolobom von Cornaz), ebenso ist hierhin wohl eine streifenförmige Verdünnung des Irisgewebes oder Auftreten eines pigmentierten Streifens, gegen welchen die Radiärfasern hinziehen, zu rechnen. Auch giebt es seltene Fälle, wo ein

pigmentierter Streifen bei Tageslicht den Eindruck eines Coloboms macht, während man bei seitlicher Beleuchtung eine normale Pupille mit regelmäßiger Anordnung des Sphinkters findet. Der geringste Grad des partiellen Coloboms besteht in einer Einkerbung des unteren Pupillarrandes, der wie angenagt aussieht.

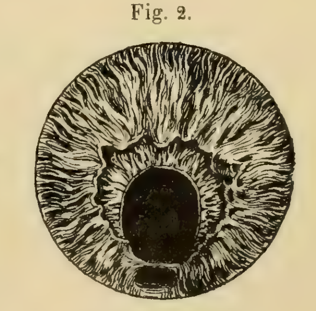
Fig. 1.



Typisches Iris-Colobom.
Nach SEGGEL.
(Klin. Monatsbl. 1890. S. 300.)

Die über den Pupillarrand herumgeschlagene Pigmentschicht ist auch an den Schenkeln des Coloboms sichtbar und hier in der Regel sogar etwas breiter; sie kann in der Form von Körnern, Zacken und Fäden ins Pupillargebiet hineinragen. Die Pigmentschicht kann sogar als zusammenhängende, schwärzliche Membran ein Colobom der bindegewebigen Schicht vollständig oder zum Teil, in letzterem Falle meist die Spitze des Coloboms, ausfüllen. Viel seltener ist eine solche isolierte, aus der Pigmentschicht bestehende Verbindungsbrücke am Übergang in die Pupille, während an dieser Stelle Verbindungen der Colobomränder durch bindegewebige Elemente häufiger sind und zur Bildung des sogenannten Brückencoloboms Veranlassung geben. Diese Brücke geht meistens von der Vorderfläche der Iris aus und wird deshalb mit der Pupillarmembran in Zusammenhang gebracht; sie kann aber auch eine Verbindung der Pupillarränder sein, ohnedass von der Pupillarmembran etwas vorhanden ist. (HILBERT, 83).

Fig. 2.



Brücken-Colobom der Iris.
Nach SAEMISCH.
(Klin. Monatsbl. 1867. S. 84 (Tafel).)

Das Relief der Vorderfläche der Iris sowie die Form von Pupille und Colobom zusammengenommen, ist wesentlich abhängig von der Ausbildung und Verlaufsrichtung des Sphinkters. Während derselbe bei unvollständigem Colobom die Spitze desselben umschließt, ist er beim vollständigen unten unterbrochen und seine Enden legen sich an die Ränder des Coloboms. Die Richtung der radiären Fasern weicht in der Umgebung des Coloboms in recht mannigfaltiger Art von der Norm ab. Von dem Zusammenwirken von Sphinkter und Dilatator hängen Form und Lage der Pupille in hohem Grade ab. Die Beteiligung des Coloboms bei der Pupillarreaktion sowie bei Anwendung von Atropin und Eserin ist deshalb auch eine wechselvolle; kleine und unvollständige Colobome können sich bei Atropinanwendung der Beobachtung entziehen.

Die Pupille zeigt bei Colobom häufig eine Verlagerung nach unten, sehr viel seltener ist sie aufwärts verschoben.

Das abwärts gerichtete Iriscolobom ist eine der häufigsten Missbildungen des Auges, es ist nach der von Bock (98) aufgestellten Statistik häufiger einseitig als doppelseitig und häufiger links als rechts, etwa im Verhältnis von 3:2. In der Mehrzahl der Fälle besteht am gleichen Auge ein Colobom der Aderhaut, doch ist ein Fehlen desselben keineswegs als Seltenheit anzusehen.

Die mikroskopischen Untersuchungen — besonders zahlreich von Bock angestellt — ergaben, dass die Ränder des Coloboms, die im oberen Teile desselben normale Dicke zu zeigen pflegen, in den unteren Partien erheblich verdickt, selbst kolbig aufgetrieben sind. Das Uvealpigment ist am Rande sehr stark entwickelt und oft noch über denselben auf die Vorderfläche hinübergeschlagen. Die Faserbündel des Sphinkters können fehlen oder man findet sie versprengt und verzogen, in abnormer Lagerung. Abnorm reiche Gefäßbildung und Rundzellennester, letztere zum Teil in Form von über den Colobomrand reichenden Auswüchsen, werden angetroffen. Durchschnitte durch die bei unvollständigem Colobom im unteren vertikalen Meridiane verlaufende Raphe ergeben eine trichterförmige Einsenkung der Vorderfläche, der eine Hervorragung oder gleichfalls eine Einsenkung an der Hinterfläche entspricht.

In manchen Fällen findet man, dass eine in einem Teile des Coloboms ausgespannte Brücke sich als ein histologisch von dem Irisstroma verschiedenes Gewebe darstellt; dasselbe steht entweder mit den Rändern des Irisstromas im Zusammenhang oder verbindet die nach vorne umgeschlagenen Ränder der Pigmentschicht.

In einigen Fällen setzte sich an der Spitze eines Iriscoloboms ein bindegewebiger Faden an, welcher von der Papille oder von der Gegend unterhalb derselben herkommend zur Hinterfläche der Linse zog und um den Linsenrand nach vorne verlief.

Als atypische Colobome der Iris bezeichnen wir sämtliche Defekte der Regenbogenhaut nach einer von der typischen abweichenden Richtung; eine besondere Abteilung derselben wird unter dem Namen der Polycorie zusammengefasst werden. Eine scharfe Grenze zwischen beiden ist nicht zu ziehen.

In der älteren Litteratur findet sich schon eine Anzahl von Beobachtungen über atypisch gerichtete Iriscolobome, die im Zusammenhang mit den neueren Forschungen zum Teil heute weniger anfechtbar erscheinen als vor 20 Jahren. Da sie aber von Manz in der ersten Auflage dieses Handbuchs als nicht genügend sichergestellt bezeichnet werden, will ich mich auf die Benutzung der neueren Litteratur beschränken und wegen der Wichtigkeit der Fälle von atypischem Colobom die mir bekannt gewordenen anführen.

Colobom nach innen: Heyl (17), Mittelstädt (25), Makrocki (46), Czapodi (47), Steinheim (58), Rindfleisch (89), Seggel (97), Bock (98), Gillivray (117).

Colobom nach außen: Bayer (21), Mittelstädt (25), Makrocki (46), Nuel u. Leplat (71), Plange (78), Lang (77), Rumschewitsch (84), Franke (48), Adams Frost (96), Rählmann (116).

Colobom nach oben[1]): Theobald (67), Rumschewitsch (84), Gillivray (117), Bock (98), Simonson (90).

Colobom nach innen oben: v. Reuss (57), Schiess-Gemuseus (59), Pollak (76), Fage (75), Hess (91).

Colobom nach außen oben: Theobald (67), Fage (75), Bock (98), Pfannmüller (99), Gillivray (117).

Colobom nach außen unten: v. Hippel (118).

Dazu kommen je ein Fall von Colobom nach innen oben, außen oben und außen unten, welche nicht veröffentlichten Beobachtungen Leber's aus der Göttinger Klinik entstammen.

Fig. 3.

Colobom nach außen. Nach Makrocki (46).

Fig. 4.



Colobom nach oben innen. Nach Pollak (76).

In dem eigentümlichen Falle von Rählmann (unvollständiges Colobom nach außen) war der stehengebliebene periphere Teil der Iris in zwei Platten gespalten, welche einen Hohlraum einschlossen.

Als Andeutungen eines aufwärts gerichteten Coloboms sind vielleicht die drei Fälle von Bock anzuführen, wo an Schweinsaugen neben abwärts gerichtetem Colobom eine leichte Einkerbung des oberen Pupillarrandes vorhanden war.

Von Beobachtungen über zwei Colobome der Iris am gleichen Auge liegen vor: nach innen und außen (Mooren, 31), nach innen und unten (Magnus), [2]) nach außen und andeutungsweise nach unten (Manz, 66), außerdem zwei von mir nicht aufgefundene Beobachtungen von Williams, die Bock anführt; letzterer citiert auch die ältere Litteratur.

Der Defekt nimmt in einzelnen Fällen von atypischem Colobom $^1/_4$ oder gar die Hälfte der Iris ein, diese Fälle könnte man schon als unvollständige

---

1) Rumschewitsch (v. Graefe's Arch. XXXVII, 4, führt einen Fall von de Lapersonne irrtümlich als Beispiel von nach oben gerichtetem Colobom an; dasselbe hatte aber die gewöhnliche Richtung nach unten.

2) Diesen von Makrocki (46) angeführten Fall zählt Bock irrtümlicherweise doppelt.

Irideremie bezeichnen, um so mehr als in diesen das andere Auge vollständige Irideremie zeigte und das stehengebliebene Irisstück am colobomatösen Auge unvollständig ausgebildet war (Rindfleisch, 89, Czapodi, 47). In anderen findet man eine unregelmäßige Beschaffenheit der Lücke, die sich erheblich von dem Aussehen des typischen Coloboms entfernt (so Plange, 78, Seggel, 97 u. a.); wieder in anderen handelt es sich um eine

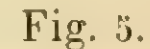
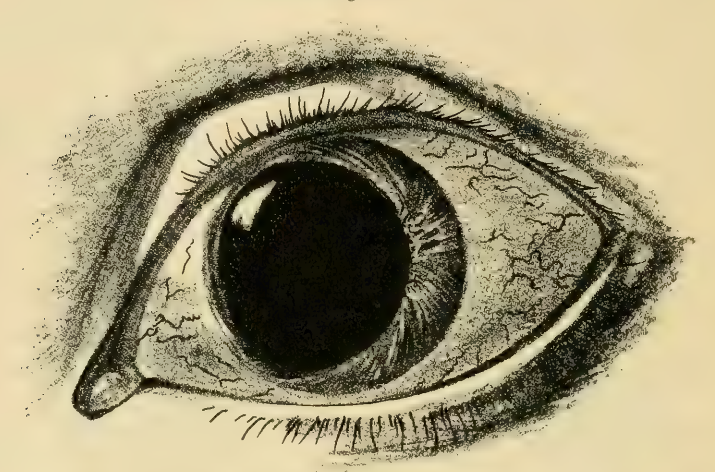


Fig. 5.



Colobom der Iris nach innen bezw. partielle Irideremie, nach Rindfleisch (89).

Ausbuchtung, eventuell verbunden mit Zuspitzung des betreffenden Pupillarrandes. In mehr als der Hälfte der Fälle aber hatte das Colobom vollkommen regelmäßige Schenkel, Ei-, Spitzbogen- und Birnform, glich also in seinem Aussehen dem abwärts gerichteten vollkommen; auch Divergenz der Schenkel kam vor. Das aufwärts gerichtete Colobom von Rumschewitsch sah z. B. aus, wie wenn eine regelrechte v. Gräfe'sche modificierte Linearextraktion gemacht wäre. Auch das Brückencolobom kam zur Beobachtung. In dem einen Falle aus der Göttinger Klinik, dessen Krankengeschichte von Wagenmann stammt, ist besonders bemerkenswert, dass der Sphinkter das Colobom bis zum Ciliarrand umsäumt. Auch Gillivray giebt das Übergehen des Sphinkters in die Colobomschenkel an.

In etwa $^1/_3$ der Fälle ist die Zeichnung der Iris in dem Teil, wo sich das Colobom findet, äußerst verwaschen, unregelmäßig, manchmal sieht die Membran wie atrophiert aus, die normale Verschiedenheit von Ciliarteil und Pupillarteil ist nicht zu erkennen; ferner wurde Auseinanderweichen der Radiärfasern beobachtet. In den übrigen Fällen fehlen meistens nähere Angaben über die Beschaffenheit der Iris auf der Seite des Coloboms, einige Male wird dieselbe als normal besonders erwähnt.

Gleichzeitiges Vorkommen von Resten der Pupillarmembran ist vielleicht etwas, aber wohl nicht so erheblich viel häufiger als bei den typischen, wie PLANGE meint, worauf schon RUMSCHEWITSCH hingewiesen hat.

Während in der großen Mehrzahl der Fälle von atypischem Iriscolobom gleichgerichtete Spaltbildungen in den tieferen Teilen vermisst wurden, kamen solche zur Beobachtung in den Fällen von STEINHEIM (58), NUEL und LEPLAT (71), ADAMS FROST (96) und HESS (91) (Linse). In den Fällen von MITTELSTÄDT (25) und HESS (91) fanden sich bei atypischem Iriscolobom abwärts gerichtete Aderhautdefekte. Es ergiebt sich also aus Vorstehendem, dass zwar eine Anzahl der Fälle von atypischem Iriscolobom Eigentümlichkeiten zeigt, wie sie beim abwärts gerichteten nicht vorkommen, dass sich aber regelmäßige und charakteristische klinische Unterscheidungsmerkmale zwischen typischem und atypischem Iriscolobom nicht feststellen lassen.

§ 4. Polycorie. Der Name ist insofern ungenau, als in den betreffenden Fällen nicht mehrere mit Muskulatur versehene Pupillen vorhanden sind. Der Kürze wegen mag er beibehalten werden. Es handelt sich um breitere und schmälere, meist radiär gestellte Spalten (bis zu 16 an der Zahl), welche vollkommene Defekte im Irisgewebe darstellen und sich an dem betreffenden Auge neben der an normaler Stelle gelegenen, runden Pupille vorfinden[1]); seltener sind Defekte in der Gegend des Ciliarrandes, welche man nach ihrem klinischen Aussehen auch als angeborene Dialysen bezeichnen könnte; in einem solchen Falle war der Defekt von 2 weißlichen Strängen durchzogen. Polycorie wurde gleichzeitig mit typischem Iriscolobom am anderen Auge beobachtet (SCHAPRINGER, 115); ferner mit Hornhauttrübungen, einmal mit angeborenen Linsentrübungen in der hinteren Corticalis, einmal mit Chorioidealcolobom.

Von der Gruppe der Polycorie schließe ich vollkommen die Fälle aus, in welchen Stränge der persistierenden Pupillarmembran die Pupille oder ein an dieselbe angrenzendes Colobom durchsetzten, sowie die Fälle von Brückencolobom.

§ 5. Colobom der Chorioidea und Retina.[2]) In der großen Mehrzahl dieser Fälle lenkt schon ein gleichzeitig vorhandenes Iriscolobom die Aufmerksamkeit auf die Missbildung der tieferen Teile,

1) Der Fall von HIGGINS (49), in welchem eine centrale Pupille fehlte, ist nicht so genau beschrieben, dass man mit aller Sicherheit ausschließen könnte, dass dieselbe von einer persistierenden Pupillarmembran verschlossen war.

2) Bei der weiteren Besprechung werde ich den üblichen Ausdruck Colobom der Chorioidea beibehalten.

doch liegen heute schon etwa 2 Dutzend gut beobachtete Fälle von Aderhautcolobom ohne Iriscolobom vor.

Beim Blick nach unten erhält man mit dem Augenspiegel einen hellweißen Reflex, welcher von einer hier gelegenen, meist regelmäßig gestalteten, durch völligen oder nahezu vollständigen Pigmentmangel ausgezeichneten Stelle des Augenhintergrundes herrührt. Dieselbe bildet meist ein Oval, dessen längerer Durchmesser dem sagittalen Meridiane entspricht; in anderen Fällen hat das Colobom Schildform mit hinten abgerundetem Rande, während an den vorderen eine bis ins Corpus ciliare reichende Spitze angesetzt war. Der vordere Rand ist mit dem Augenspiegel häufig, aber nicht immer wahrzunehmen. Das hintere Ende reicht entweder bis in die Nähe des unteren Papillenrandes oder es umgreift die Papille noch nach oben, sodass sich dieselbe dann innerhalb des Coloboms befindet und nur an ihrer Farbe und dem Austritt der Centralgefäße kenntlich ist. Der untere Teil der Papille zeigt öfters, auch wenn sie nicht innerhalb des Coloboms liegt, eine umschriebene Vertiefung. Die Form der Papille ist häufig eine querovale.

Selten sind die Colobome, deren Querdurchmesser den Längsdurchmesser übertrifft; am ausgesprochensten war dies im dem Falle, den Litten (16) berichtet; im letzteren Falle waren die Maße 7:3 mm.

Die Regelmäßigkeit der Colobomränder ist öfters dadurch unterbrochen, dass vorspringende Streifen vom Aussehen des normalen Hintergrundes Einschnürungen des Coloboms bewirken oder dasselbe sogar in mehrere Abteilungen zerfallen lassen, z. B. im Falle Hirschberg (50).

Selten befindet sich die Augenwand im Gebiete des Coloboms im gleichen Niveau mit der Umgebung, meist lässt sich eine deutliche Ausbuchtung dieser Partie am Verlaufe der Gefäße, parallaktischer Verschiebung des Randes und Refraktionsdifferenz nachweisen. Diese Vertiefung kann wieder in den einzelnen Teilen des Coloboms eine ungleiche sein, sodass verschiedene Abteilungen entstehen, welche durch leistenförmige Erhebungen voneinander geschieden sind. In manchen Fällen teilt eine median verlaufende Leiste das Colobom in zwei seitliche, ausgebuchtete Hälften, ein Befund, der bei der Anatomie des Coloboms nähere Berücksichtigung finden wird.

Die Farbe des Coloboms ist weiß bis gelblich, öfters mit einem Stich ins Grünliche, Bläuliche, selbst mit ausgesprochenem Perlmutterglanz; dunklere Stellen können durch ungleichmäßige Ektasie des Grundes bedingt sein. Die Ränder sind durch eine starke Pigmentierung ausgezeichnet.

Die Gefäße im Bereiche des Coloboms sind zweierlei Art: einmal Netzhautgefäße, welche sich entweder auf die Randteile des Coloboms beschränken oder auch über die mittleren Teile hinwegziehen; außerdem erscheinen zahlreiche, durch ihre größere Breite und ihren gewundenen Ver-



Fig. 6. Colobom der Aderhaut nach Ed. v. Jäger.



Fig. 7. Colobom der Aderhaut nach oben über die Papille reichend nach Ed. v. Jäger.



lauf gekennzeichnete Gefäße, welche unter den retinalen liegen. Man sieht dieselben am Boden des Defektes die Sclera durchbohren und sich mannigfach verästeln; vielfach kommen sie auch am Rande des Coloboms zum Vorschein. An dem Verlaufe der Retinalgefäße ist öfters aufgefallen, dass die ersten Verästelungen der Centralgefäße die Richtung nach oben einschlagen, sodass es den Eindruck macht, als ob die Fovea nach oben von der Papille läge und von den Gefäßen umgangen würde.

Die größten Colobome, welche die Papille einschließen, haben eine solche Breite, dass die Gegend der Fovea in ihren Bereich fallen muss. Sind die Colobome kleiner, so vermisst man öfters die für die Fovea charakteristischen ophthalmoskopischen Erscheinungen; doch ist von Saemisch (I, 17 u. 18) und Cohn (I, 40) ein normales ophthalmoskopisches Aussehen der temporal von der Papille gelegenen Fovea festgestellt worden. Die gute Sehschärfe, welche gewisse Fälle zeigen, sowie die Lage des Gesichtsfelddefekts beweisen ferner, dass eine annähernd normale Fovea an der gewöhnlichen Stelle vorhanden sein muss. Deswegen ist wohl jenem eigentümlichen Verhalten der Gefäße keine erhebliche Bedeutung beizumessen, jedenfalls nicht eine Lage der Fovea nach oben von der Papille daraus zu erschließen. Beachtenswert ist es immerhin, dass bei den anatomischen Untersuchungen eine normale Fovea bisher nicht nachgewiesen worden ist. Es wäre also in geeigneten Fällen hierauf besonders zu achten; dabei wäre ein für die Untersuchung dieser Gegend zweckmäßiges Härtungsmittel, vor allen Dingen keine Müller'sche Flüssigkeit zu verwenden.

Pause (20) hat die Macula als »Plica centralis« im anatomischen Präparat gesehen, der mikroskopische Befund ist nicht erwähnt.

Außer gleichzeitig vorhandenen Colobomen anderer Teile (Opticus, Macula) wurden in Augen mit typischem Chorioidealcolobom chorioretinitische alte Herde aufgefunden, z. B. von de Lapersonne (65), Ricker (85).

Die Hornhaut ist in colobomatösen Augen öfters durch ihre vertikal elliptische und nach unten zugespitzte Gestalt ausgezeichnet, manchmal auch nur durch auffallende Kleinheit, ohne dass sonst ausgesprochener Mikrophthalmus vorzuliegen braucht. Letzterer findet sich aber besonders häufig in Verbindung mit Colobom.

Bemerkenswert ist die ausgesprochene Neigung colobomatöser Augen zu schweren chronischen Entzündungsprozessen und Kataraktbildung.

Die Refraktion ist meist eine ausgesprochene, oft sehr hochgradig myopische, bedingt durch den Langbau dieser Augen, die Sehschärfe ist herabgesetzt, häufig sogar sehr erheblich, doch kommen auch Fälle mit sehr guter Sehschärfe vor: $S = 4/5$ (Saemisch, I, 17) $S = 6/12$ bez. $6/9$ (Benson, 30), $S = 6/12$ (Bock, 98). Sehschärfen von $1/10$ bis $1/5$ sind nichts Seltenes.

Das Gesichtsfeld zeigt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einen der Form des Coloboms entsprechenden, nach oben vom blinden Fleck gelegenen Defekt, dessen Größe aber manchmal geringer ist, als nach der des Coloboms zu erwarten wäre. Aus dem Vorhandensein dieses Gesichtsfelddefektes schloss man früher auf die Abwesenheit von Retina im Gebiete des Coloboms, und Manz konnte in der ersten Auflage dieses Handbuchs nur einen Fall von Nagel (I,25) anführen, der keinen Ausfall im Gesichtsfeld zeigte, eine Beobachtung aber, die von dem Autor selbst als nicht genügend sichergestellt bezeichnet wurde. Schmidt-Rimpler (18) hat dann festgestellt, dass in Fällen, in welchen die gewöhnliche perimetrische Untersuchung einen Defekt ergiebt, innerhalb desselben doch noch Lichtempfindung vorhanden sein kann, wenn man nur stärkere Reize zur Anwendung bringt. Es wäre wünschenswert, wenn dieses Verhalten regelmäßig geprüft würde, am besten mit dem von Lindsay Johnson (74) für diesen Zweck angegebenen Glühlämpchen, damit man sich über die Häufigkeit desselben klarwerden könnte. Natürlich beweist die Lichtempfindlichkeit das Vorhandensein retinaler Elemente im Colobomgebiete. Haab (19) wies auch Farbenempfindung im Colobom nach, Benson (30) fand entsprechend dem Colobom keinen Defekt, sondern nur Herabsetzung der peripheren Sehschärfe. In den neueren Arbeiten scheint dieser Punkt kaum Berücksichtigung gefunden zu haben.

Die Lichtscheu, die manchmal gefunden wurde, ist ein so wenig regelmäßiges Symptom bei Colobomen, dass es dahingestellt bleiben muss, ob sie die Folge jener Missbildung ist.

Häufig wurde Strabismus und Nystagmus gefunden.

Gegenüber der verhältnismäßigen Häufigkeit der typischen Aderhautcolobome sind die nach anderen Richtungen gelegenen außerordentlich selten. Sieht man von den besonders zu besprechenden Fällen des sogenannten Maculacoloboms ab, so wären folgende zu nennen: Pflüger (45) sah bei einem mit Mikrocephalie und Mikrophthalmie behafteten Individuum beiderseits ein genau nach außen gelegenes Colobom der Aderhaut; innerhalb desselben kamen hochgradige Pigmentablagerungen und grünlich schillernde Streifen vor. Enorme chorioretinitische Veränderungen fanden sich im ganzen Hintergrund. Die Netzhautgefäße verliefen von der Papille aus sämtlich nach außen und bogen erst spät etwas nach oben und unten um. Am linken Auge fand sich genau in der Richtung des Coloboms eine den Linsenäquator umgreifende Trübung, welche wohl der Außenfläche der Linse auflag. Steinheim (58) sah bei einem $^{3}/_{4}$ Jahr alten Kinde ein großes, nach innen gelegenes Colobom der Aderhaut gleichzeitig mit nasal gerichtetem Colobom der Iris, auf der anderen Seite bestand Anophthalmus. Randall und de Schweinitz (64) beschrieben ein der Papille nahe gelegenes, nach innen gerichtetes Colobom mit deutlicher Ektasie. Von



Fig. 8. Aderhautcolobom von ungewöhnlicher Form nach Litten (16).



Fig. 9. Atypisches Aderhautcolobom nach innen nach Randall u. de Schweinitz (64).



der Papille erstreckte sich ein grünlicher, halbdurchsichtiger, sichelförmiger Auswuchs in den Glaskörper, wo er sich in feine Fäden verlor, seine Enden waren nach oben und unten gerichtet; »ein kleines, halb abgelöstes Gefäß flottierte 3—4 D. vor dem nasalen Rande der Opticusscheibe im Glaskörper.« Nuel u. Leplat (71) sowie Adams Frost (96) sahen ein solches nach außen gleichfalls mit Iriscolobom nach außen, Rindfleisch (100) ein nach oben außen gerichtetes Colobom mit Ektasie von 4—5 D. und unregelmäßiger Beschaffenheit des Grundes, Pfannmüller (99) ein an den äußeren Rand der Macula sich anschließendes Colobom.[1])

Was die Sehschärfe in diesen Fällen betrifft, so bestand höchstgradige Amblyopie im Falle Pflüger, bei Steinheim folgte das Kind dem Lichte, bei Randall-Schweinitz sowie Pfannmüller war die Sehschärfe ganz oder nahezu normal, bei Nuel-Leplat $^5/_9$, bei Rindfleisch Fingerzählen auf 5—6 m; doch bestand hier gleichzeitig seichte Ablösung an der Macula.

Das Gesichtsfeld war in den Fällen Pflüger und Steinheim nicht zu prüfen, bei Randall-Schweinitz war der blinde Fleck vergrößert, aber mit Erhaltung quantitativer Lichtempfindung in dem vergrößerten Bezirke, bei Nuel-Leplat sowie Adams Frost fehlen Angaben, bei Rindfleisch ist nur von einer Gesichtsfeldbeschränkung nach der Nasenseite die Rede; also wurde kein dem Colobom entsprechender Defekt nachgewiesen (wohl durch die Amblyopie des Auges erschwerte Untersuchung?). Bei Pfannmüller ist bemerkt: Kein Gesichtsfelddefekt.

Von den merkwürdigen Fällen, welche Johnson (74) als extrapapilläre Colobome beschrieben hat, möchte ich Fig. 1 und vielleicht noch Fig. 7, 8 und 14 hierher rechnen. Auch gehört wohl noch in diese Abteilung der Fall von Nuel (326), wo ein nach außen an die Papille direkt anschließender, etwa 2 P.D. im horizontalen Durchmesser großer, ektatischer Bezirk, in welchem nur ein Aderhautgefäß vorkam, gefunden wurde. Die Netzhautgefäße verliefen hier in ganz auffallender Weise direkt nach außen, ähnlich wie im Pflüger'schen Falle, doch wurde ein gleiches Verhalten auch an dem anderen, sonst normalen Auge festgestellt. Der ektatischen Partie entsprach ein vollständiger Gesichtsfelddefekt.

Aus der obigen Schilderung der atypischen Chorioidealcolobome geht hervor, dass sich darunter Fälle finden, die sich klinisch lediglich durch ihre abweichende Lage von den typischen unterscheiden.

Von den atypischen Aderhautcolobomen liegen bisher keine anatomischen Befunde vor (über das Maculacolobom siehe weiter unten); bei

---

1) Bock (98) führt seinen Fall XLVII als hierher gehörig an, was mir nach der Beschreibung desselben unverständlich ist; den von ihm citierten Fall von Fuchs (181) möchte ich wegen seines von den sonstigen Colobomen völlig verschiedenen klinischen Verhaltens nicht hierher rechnen. Die Fälle von Mitvalsky (180) sind in ihrer Deutung als Colobome zu unsicher, um hier berücksichtigt werden zu können.

den typischen richtet sich das makroskopische Verhalten der Augen wesentlich danach, ob beträchtlichere Ektasien vorhanden sind oder nicht. Im letzteren Falle ist der vordere untere Bulbusabschnitt weniger gewölbt, der vertikale Durchmesser ist kleiner als der horizontale, die Ektasien machen sich als mehr oder weniger starke Vorwölbungen des unteren Bulbusumfangs geltend; dabei nimmt manchmal eine median verlaufende Leiste keinen Anteil an der Vorwölbung, so dass dann zwei seitliche Ausbuchtungen durch eine längsverlaufende Einschnürung geschieden sind. In einigen Fällen wurde unmittelbar nach unten und vorne vom Sehnerven ein erbsengroßer, runder, vorspringender Körper gefunden, der dann von dem weiter vorn gelegenen ektatischen Colobom durch eine quere, nicht ausgebuchtete Leiste getrennt war. An der äußeren unteren Fläche des Augapfels verlaufen Gefäße, welche in lockeres Bindegewebe eingeschlossen der Sclera anhaften und bisweilen auch die Winkel zwischen Sclera und Sehnerv ausfüllen; von ihnen dringen Äste in den Boden des Coloboms ein.

Während zu der Zeit, als Manz die Missbildungen beschrieb, genaue, mit modernen Hilfsmitteln ausgeführte histologische Untersuchungen von Aderhautcolobomen fast vollständig fehlten, verfügen wir heute bereits über ein stattliches Material. Es zeigt sich dabei, dass bezüglich des Verhaltens der einzelnen Membranen im Gebiete des Coloboms eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Befunde besteht.

Von der größten Wichtigkeit ist natürlich das Verhalten der beiden Blätter der sekundären Augenblase. Die früher gemachte Voraussetzung, dass dieselben fehlen müssten, hat sich nicht bestätigt. Das Pigmentepithel fehlt zwar meistens im ganzen Colobom, doch kommen Epithelinseln, in welchen die Zellen unpigmentiert sind, vor, und in dem prinzipiell hochwichtigen Falle von Pause (20) war das Epithel, allerdings ohne Pigment, im ganzen Colobom vorhanden.[1]) Meist hört das Pigmentepithel am Rande des Coloboms in der Weise auf, dass zuerst die Zellen pigmentärmer werden, dann ihr Pigment ganz verlieren, allmählich immer kleiner, kuglig werden und schließlich nicht mehr zu erkennen sind, wobei öfters ein Übergang dieser sich verkleinernden Zellen in die äußere Körnerschicht der unvollständig entwickelten Retina gesehen wurde. Es kann übrigens auch aus dem Pigmentepithel, wie Leber (86) und Hess (102) nachgewiesen haben, ein unpigmentiertes Gewebe hervorgehen, dessen Zellen mit den normalen Epithelzellen gar keine Ähnlichkeit mehr haben, was bei der Beurteilung histologischer Befunde Berücksichtigung finden muss.

1) Bock giebt in seiner Monographie irrtümlich an, das Pigmentepithel hätte in diesem Falle gefehlt. Ich sehe keinen Grund ein, diesen klinisch durch das gleichzeitig vorhandene Iris- und Ciliarkörpercolobom wohlcharakterisierten Fall deswegen, weil man einen a priori nicht erwarteten, anatomischen Befund vorfand, von den Colobomen prinzipiell abzutrennen und als partielle Leucosis des Pigmentepithels zu bezeichnen, wie es Pause u. a. gethan haben.

Ein völliger Mangel des inneren Blattes der sekundären Augenblase, der eigentlichen Retina im Colobom ist sehr selten; meist lässt sich auch dann noch wenigstens die Limitans interna als Verbindung der Colobomränder nachweisen. Von der größten Wichtigkeit ist aber die Angabe mehrerer Autoren (Haab, 19, Pause, 20, Mannhard, 114, 125, Bach, 119), dass die Retina im ganzen Colobom mit deutlich erkennbarer Struktur ohne jeden Defekt gefunden wurde, sie zeigte sogar ein ganz normales Verhalten im Falle Pause. Auch Bach giebt an, dasselbe gesehen zu haben. Freilich wurden in allen Fällen, wo darüber besondere Angaben vorliegen, Meridionalschnitte untersucht, so dass ein Übersehen einer schmalen, medialen Spalte nicht immer sicher ausgeschlossen erscheint; immerhin haben wir uns an die vorliegenden Angaben zu halten.

Zwischen Fehlen der Retina und normalem Verhalten giebt es alle möglichen Übergänge: hochgradige Unregelmäßigkeit, Verwerfung, Verbiegung der einzelnen Schichten, besonders der Körnerschichten, in welchen eigentümliche rosettenförmige Gebilde ähnlich den von Wintersteiner in Gliomen beschriebenen vorkommen, Auftreten von Stäbchen und Zapfen mitten in der Retina, Bildung von Hohlräumen, Wucherung der Stützsubstanz, Fehlen der Stäbchen und Zapfen, Verwachsung der äußeren Netzhautoberfläche mit der Sclera oder einem zwischen beide Membranen eingeschalteten Gewebszuge.

Von ganz besonderem Interesse sind Verdoppelungen der Netzhaut im Gebiete des Coloboms mit Umbiegung der Netzhautränder nach außen in den Fällen von Haab (19), Becker (63), van Duyse (103), während es sich im Deutschmann'schen Falle (3) um eine Umbiegung derselben nach innen handelte. Lieberkühn (22) sah regelmäßig eine Verdoppelung der Augenblasenränder mit Umbiegung nach außen bei dem Ciliarkörpercolobom der Cochinchinahühner.

Haab fand die Retina im Colobom nach vorn vom Äquator verdoppelt, die innere Lage einigermaßen normal, die äußere hochgradig verändert. Die veränderten Zellen des Pigmentepithels gehen, wenn man das letztere von vorn nach hinten verfolgt, direkt in diese äußere Netzhautlage über, weshalb Haab der Meinung ist, dass dieses atypische Netzhautgewebe aus dem äußeren Blatte der sekundären Augenblase entstanden sei.

Während die Chorioidea im Bereich des Coloboms in der großen Mehrzahl der anatomisch untersuchten Fälle fehlt, sind doch einzelne Fälle bekannt, in welchen sie in verschiedener Ausbildung vorhanden war. Das Vorkommen der Lamina fusca wird mehrfach erwähnt. Hirschberg (28) fand eine atrophische und pigmentlose Chorioidea, Pinto (31) konnte sie eine Strecke weit ins Colobom verfolgen, dann ging sie in Narbengewebe über. Deutschmann und Bock (Fall IV) fanden eine entzündlich veränderte Chorioidea,

Pause sah sie völlig normal[1]). Meist hört sie am Rande des Coloboms auf, öfters mit starker Verdickung und Anhäufung von Rundzellen; sie ist mit der Retina sowohl wie der Sclera am Rande des Coloboms häufig verwachsen. Bock hat nachgewiesen, dass bei Fehlen der Chorioidea an Stelle dieser Membran eine die Dicke derselben oft übertreffende, besonders stark im temporalen Teile des Coloboms entwickelte Gewebsschicht gefunden wird, welche aus dicht aneinander gedrängten, vielfach abgeplatteten, in Falten gelagerten epithelialen Zellen besteht, die den pigmentlosen Zellen der Pars ciliaris retinae gleichen; in dieser Schichte, welche sich mit fibrillären Resten der Netzhaut vereinigen kann, sieht man öfters Straßen von Körnern, welche als Reste der Körnerschichten aufgefasst werden.

Wo Retina und Chorioidea als solche nicht mehr zu erkennen sind, sieht man an ihrer Stelle im Colobom ein äußerst zartes, bindegewebiges Häutchen, das histologisch nicht sicher zu deuten ist, aber die größte Ähnlichkeit mit dem in hochgradigen, hinteren Staphylomen myopischer Augen vorkommenden hat. Deshalb steht der Annahme nichts im Wege, dass es sich hier um verändertes Retinal- und Chorioidealgewebe handelt.

Das Verhalten von Netz- und Aderhaut kann noch beeinflusst sein durch die Beschaffenheit der Sclera. Während diese in den ektatischen Colobomen durchweg verdünnt ist, wurde sie in nicht ausgebuchteten in seltenen Fällen von normaler Dicke gefunden, in anderen betraf die vorhandene Verdünnung nur die inneren Schichten und hier ausnahmsweise eine ganz umschriebene Stelle (Pause). Verdickung der Sclera ums Zwei- bis Dreifache beschreibt Thalberg (44), doch ist es nicht ganz klar, ob diese Verdickung nicht etwa einer medianen Leiste entsprach. Deutschmann giebt gleichfalls Verdickung der Sclera im Gebiete des Coloboms an. Der Übergang der normalen Sclera in die verdünnten Teile, die den Boden des Coloboms bilden, ist im allgemeinen am vorderen und hinteren Rande ein mehr allmählicher, während er an den Seitenrändern bei starker Ektasie des Coloboms ein ganz unvermittelter, sogar mit starker Verdickung der Sclera am Rande des Coloboms sein kann. Die inneren Lagen der Sclera können dann gegen das Lumen der Ektasie vorspringen. Eröffnet man in solchen Fällen den Bulbus durch einen Horizontalschnitt und sieht von oben herein, so umschließen die einspringenden inneren Sclerallamellen eine Öffnung, welche den Bulbusinnenraum mit dem Lumen des unten anhängenden Coloboms verbinden; diese Öffnung ist dann viel kleiner als das Lumen des

1) Im Falle Pause konnte das Auge während des Lebens nicht ophthalmoskopisch untersucht werden. Das Spiegelbild muss hier, wenn die anatomische Beschreibung richtig ist, insofern von allen anderen Befunden verschieden gewesen sein, als das Colobom einen **hellroten,** mit reichlichen, in normaler Weise verästelten Chorioidealgefäßen versehenen Bezirk dargestellt hat; hierauf wurde bisher nicht hingewiesen.

Coloboms. Je geringer die Ektasie, desto allmählicher der Übergang der Sclera auch an den Seitenrändern. Während die Lederhaut in den nicht ektatischen Colobomen histologisch ganz normales Verhalten zeigen kann, besteht das Gewebe, welches den Boden hochgradig ektatischer Colobome bildet, aus unregelmäßigen Balken und Platten, welche sich dachziegelförmig überdecken und von Lücken durchsetzt sind, welche von lockerem Fasergewebe erfüllt und von Gefäßen, die ins Innere des Auges eintreten, durchzogen werden.

Die stark ektatischen Colobome bilden den Übergang zu den sog. Orbitalcysten. Der Übersichtlichkeit wegen müssen diese aber in einem besonderen Kapitel abgehandelt werden, auf das hiermit verwiesen wird.

Dem ophthalmoskopischen Bilde einer medial verlaufenden Rhaphe, zu deren Seiten tiefe Ektasien liegen, entspricht es, dass die Sclera in solchen Fällen eine stark verdickte, ins Innere des Bulbus hineinragende Leiste bildet, welche entweder nur im vorderen Teile des Auges, in der Ciliargegend, vorhanden ist oder vom Opticus bis nach vorn den Bulbus durchzieht. In ihrem hinteren Abschnitte wurde sie aus zwei Teilen bestehend gefunden, die weiter vorn verschmolzen (Bock); in ihr verlaufen Blutgefäße.

Das Vorhandensein solcher Leisten beeinträchtigt das Verhalten von Netzhaut und Aderhaut. Letztere ist mit den Rändern solcher kammartiger Gebilde verwachsen (Bock), an dem Rande der Leiste konnte man die Umschlagsstelle der sekundären Augenblase erkennen (Hess, 73), sodass die beiden Blätter der Augenblase hier eine wirkliche Unterbrechung erfuhren.

Von großer Bedeutung ist in dieser Hinsicht weiter der von Hess (62) näher geschilderte Befund der eigentümlichen, strangförmigen Bildungen, deren wesentlichste Eigentümlichkeit darin besteht, dass sie Gefäße führen, welche der Arteria hyaloidea oder Ästen derselben entsprechen, und dass sie das Innere des Auges mit den die sekundäre Augenblase umgebenden Teilen in direkte Verbindung setzen. Sie ziehen zu der hinteren Linsenfläche, wo sie sich verästeln, um dann, den Linsenäquator umfassend, mit der Sclerocornealzone, dem Ciliarkörper oder der äquatorialen Zone der Sclera (letzteres bei Verlagerung der Linse nach rückwärts) in Verbindung zu treten. Ähnliche Befunde wurden von Hänel (55) und Bach (119) mitgeteilt, und Hess rechnet mit Wahrscheinlichkeit dahin Befunde von Pinto (36) und Tartuferi (37)[1].

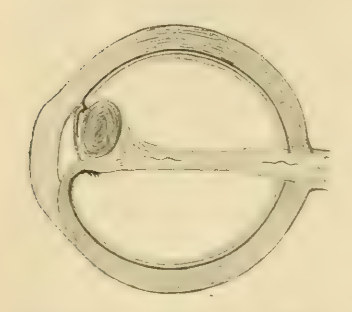
In der Mehrzahl der anatomisch untersuchten Fälle von Aderhautcolobom sind Befunde, welche man als Zeichen frischer oder abgelaufener Entzündung im Gebiete des Coloboms zu deuten gezwungen oder berechtigt

---

1) Auf die Bedeutung jener Stränge werde ich beim Mikrophthalmus näher eingehen.

gewesen wäre, vermisst worden. In seltenen Fällen waren sie dagegen sehr ausgeprägt und erfordern eingehende Berücksichtigung. An die Spitze ist der Fall DEUTSCHMANN's (3) zu stellen, welcher den Anstoß gegeben hat zu der Diskussion über die Frage, ob die Entstehung der Colobome durch eine fötale Entzündung zu erklären sei.[1])

Fig. 10.



Mesodermaler Gewebsstrang mit Verästelungen der A. hyal., von der Papille zur Linse und zum unteren Kammerwinkel ziehend. Colobom der Iris. Nach HESS (62).

Bei einem vier Wochen alten Kaninchen bestand doppelseitiges angeborenes Iris- und Aderhautcolobom; das eine Auge wurde anatomisch untersucht.

Im Gebiete des Coloboms besteht hochgradige Sclerochorioretinitis. Die Netzhaut zeigt im Colobom eine Unterbrechung, ihre Ränder sind nach innen umgeschlagen.

Weniger ausgesprochen waren ähnliche Veränderungen im Falle von HÖLTZKE (35), während mir die Deutung »entzündliche Veränderungen« im Falle von THALBERG (44) zweifelhaft erscheint. An menschlichen Augen fanden v. DUYSE und BOCK (Fall IV) im Bereiche des Coloboms atrophische chorioiditische Herde, die bei letzterem auch über die anderen Teile des Hintergrundes verbreitet waren.

§ 6. Colobom des Corpus ciliare. In Verbindung mit Colobomen der Iris und Chorioidea begegnet man auch Spaltbildungen des Ciliarkörpers; dieselben können sogar isoliert vorkommen. Bisher sind wirkliche Spaltbildungen im Ciliarkörper nur in der Richtung nach unten beobachtet worden, es ist aber darauf hinzuweisen, dass die sehr seltenen Fälle, in welchen atypisch gerichtete Iris- und Aderhautcolobome zusammen vorkamen, noch nicht Gegenstand anatomischer Untersuchung waren; in einem derselben (NUEL und LEPLAT [71]) war von Ciliarfortsätzen im Bereich des Iriscoloboms nichts zu sehen, was natürlich noch nicht das Vorhandensein eines Coloboms beweist.

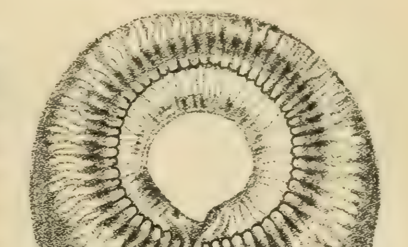
Die Anomalie des Ciliarkörpers stellt sich in recht wechselvoller Form dar; in den geringsten Graden wird ihre Deutung als rudimentäres Colobom nur durch das gleichzeitig vorhandene Iris- und Aderhautcolobom begründet.

---

1) Man schreibt so viel von der »DEUTSCHMANN'schen Entzündungstheorie«, indem man die fötale Entzündung zur Erklärung aller möglichen Missbildungen heranzieht. Dass eine ganze Reihe von »Missbildungen« im weiteren Sinne durch intrauterine Entzündung erklärt werden muss, hat man längst vor DEUTSCHMANN gewusst und vielfach ausgesprochen; er hat nur diese Ätiologie auf die Colobome anzuwenden gesucht, indem er, wie mir scheint, ohne genügende Begründung, den Befund seines einen Falles, der durchaus nicht eindeutig ist, verallgemeinerte.

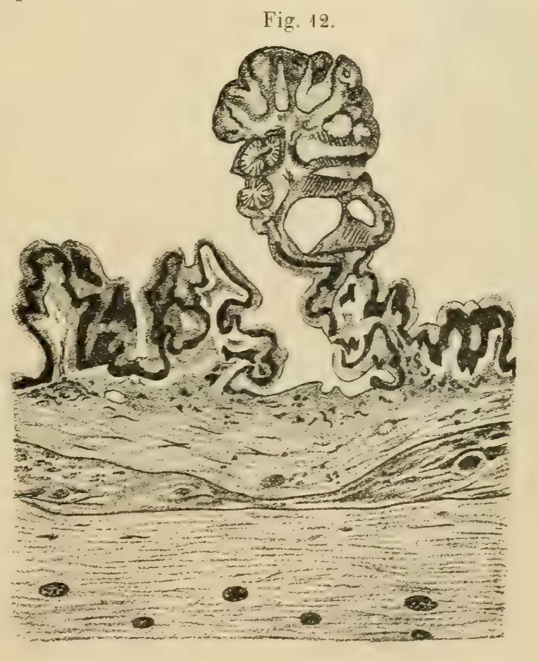
Hier ist ein pigmentierter oder auch pigmentloser Streifen aus der Mitte des Ciliarkörpers in die Aderhaut zu verfolgen. Es folgen Befunde, wo abnorme Größe, Stellung und Form der in der unteren Mittellinie befindlichen Ciliarfortsätze auf die Anomalie hinweisen: dabei ist dann die Kreisform des Ciliarringes durch eine Verlagerung und Zuspitzung nach hinten und unten unterbrochen, die ganze Ebene des Ciliarringes kann aus ihrer normalen, frontalen Stellung in eine solche nach hinten und unten verlagert sein; dabei ist dann der in der Mittellinie gelegene Ciliarfortsatz besonders groß, die angrenzenden sind verkleinert und setzen sich an jenen wie die Federn an den Kiel. In diesen Fällen fehlt also eine eigentliche Spaltbildung; wo sie vorhanden, kann sie bei makroskopischer Betrachtung verdeckt sein durch eine Überlagerung von seiten der angrenzenden, meist vergrößerten und abnorm weit nach hinten unten reichenden Ciliarfortsätze, sodass erst frontal angelegte mikroskopische Schnitte den wahren Sachverhalt aufdecken (vergl. Fig. 19 von Bock). Das Colobom kann ferner bedeckt sein durch einen gelblichen Körper, der durch eine enorme Hyperplasie der pigmentlosen Zellen der Pars ciliaris entsteht, welche zu sehr eigentümlichen Bildungen Veranlassung giebt. Dies Gebilde kann ziemlich weit in den Glaskörper hineinragen.

Fig. 11.



Colobom der Iris und des Ciliarkörpers. Nach Bock (98).

Fig. 12.



Wucherung der unpigmentierten Zellen der Pars ciliaris am Rande eines Coloboms des Corp. cil. Nach Bock (98).

Der Ciliarmuskel kann bei ausgesprochener Spaltung der Ciliarfortsätze ungespalten sein, doch kommen auch in ihm mehr oder weniger voll-

ständige Spaltbildungen vor. Der Defekt wird ausgefüllt durch ein lockeres, gefäßhaltiges Bindegewebe, aus welchem eine im Durchschnitt dreieckige Leiste nach innen hervorragt.

Als rudimentäres, nach innen gerichtetes Ciliarkörpercolobom fasst Hess (108) seinen Befund auf, den er bei ebenfalls nasalwärts gerichtetem Linsencolobom erhob; die Ciliarfortsätze waren retrahiert, dicker, unregelmäßig verkümmert und verzerrt. Bock sah zweimal bei ausgedehnter Spaltbildung im unteren Teile des Auges vollständiges Fehlen des Ciliarkörpers in temporaler und nasaler Richtung.

Wegen der prinzipiellen Wichtigkeit sei hier nochmals an das regelmäßige Vorkommen eines Ciliarkörpercoloboms bei bestimmten Hühnerrassen erinnert (Lieberkühn, 22).

§ 7. Colobom der Macula. Bisher sind etwa drei Dutzend Fälle, davon fünf doppelseitige, unter diesem Namen beschrieben worden. Die Zahl verändert sich etwas nach dem subjektiven Standpunkte, den man einzelnen Fällen gegenüber einnimmt. Selbstverständlich sind hier nur umschriebene Veränderungen von charakteristischem Aussehen anzuführen, die isoliert in der Maculagegend gefunden werden.

Von den in die Tabelle von Bock aufgenommenen Fällen scheide ich die von Montmeja, Birnbacher, Nuel und Dor, als nicht hierher gehörig, aus. (Vergl. die Arbeit Bock's.)

Durch seine helle, weiße oder gelbliche, öfters perlmutterartig glänzende Farbe fällt in der Maculagegend ein im allgemeinen horizontal-ovaler, viel seltener kreisrunder oder mehr eckiger Bezirk auf, dessen Rand häufig durch stärkere Pigmentierung ausgezeichnet und manchmal von einem hellgelblichen Saume umgeben ist. Die Ausdehnung in horizontaler Richtung schwankt zwischen $1\frac{1}{2}$ und 9 P.D., in der Regel beträgt sie etwa 3 P.D., in vertikaler Richtung 1—3 P.D., sehr selten mehr.

Die Niveauverhältnisse sind sehr wechselvoll; in der Mehrzahl der Fälle ist eine Vertiefung nachweisbar, die Refraktionsdifferenzen zwischen 1 und 6 D. entspricht und wieder in einzelnen Teilen des Coloboms verschieden sein kann. In der Minderzahl der Fälle besteht keine Vertiefung oder nur eine minimale, an leichter Biegung der Gefäße erkennbar.

Netzhautgefäße können in der Mehrzahl der Fälle über das Colobom hinwegziehend erkannt werden, meistens sind es der Lage des Defektes entsprechend kleinere Äste, nur bei den sehr großen, z. B. Kimpel (120)[1]) ziehen auch Hauptstämme über das Colobomgebiet. Seltener sind Chorio-

1) Einen ganz analogen Fall habe ich kürzlich bei einem zweijährigen Kinde beobachtet; bemerkenswert war die reichliche Pigmentierung innerhalb des Coloboms.



Fig. 13. Colobom der Macula nach Kimpel (120).



idealgefäße nachweisbar, dieselben bilden in einzelnen Fällen (Wiethe, 38, Johnson, 74) einen Gefäßknäuel, weshalb sie letzterer als Naevi der Chorioidea ansieht, ob mit Recht, bleibe dahingestellt. Mit Ausnahme des Falles von Michaelsen (70), in welchem gleichzeitig Mikrophthalmus, Colobom des Sehnerven und Membrana pup. persev. gefunden wurde, handelte es sich um Augen von normaler Größe. Von gleichzeitig vorhandenen anderen Anomalien sind zu nennen: Conus nach unten sowie nach außen, typisches Chorioidealcolobom, atrophische chorioiditische Herde an anderen Stellen, ferner circumpapilläre, scharf begrenzte Entfärbungszonen wie bei hochgradiger Myopie, einmal markhaltige Nervenfasern, welche über den temporalen Papillenrand verliefen (v. Duyse, 39), endlich Nystagmus und Strabismus.

Außerordentlich verschieden ist das Verhalten von Refraktion, Sehschärfe und Gesichtsfeld.

In der Mehrzahl der Fälle besteht Myopie, und zwar nicht nur dann, wenn das Colobom bedeutende Ektasie zeigt, sondern auch ohne solche, z. B. Schnabel (40) (Fall 1 und 4) Kimpel (120), Bock (Fall 52), seltener sind E. und Hyp., letztere am stärksten (12 bezw. 11 D) bei Schmidt-Rimpler (24).

Die Sehschärfe, die nicht immer mit wünschenswerter Genauigkeit verzeichnet ist, schwankt zwischen hochgradiger Amblyopie und normalem Verhalten; ausnahmslos schlecht ist sie in den Fällen mit ausgesprochener Ektasie des Coloboms. $S = {}^{1}/_{6}$ wird von Reich (14) und Bock (Fall 51) angegeben. Ebenso wechselvoll ist das Verhalten des Gesichtsfeldes. Mehrfach fehlt ein Defekt oder ist wegen mangelhafter Fixation in seiner Form nicht näher festzustellen. Wo Scotome bestanden, waren sie öfters nur relativ, umfassten mehrfach noch den blinden Fleck und zeigten manchmal gewisse Besonderheiten; so war bei v. Duyse (61) die Farbenempfindung am Rande des Scotoms geringer als in der Mitte, bei Kastalsky (121) bestand ein ringförmiges Scotom, innerhalb dessen normales Sehvermögen gefunden wurde; im Falle II v. Duyse (56) war ein relatives Scotom vorhanden, das größer war, als dem Colobom entsprach, und in dem nasal von demselben gelegenen Teil des Gesichtsfeldes fehlte jede Lichtempfindung. Absolute Scotome fanden Schnabel (40) und Michaelsen (70). Bock giebt bei centralem Scotom $S = {}^{6}/_{6}$ an, es kann sich also wohl nur um ein para- oder pericentrales Scotom handeln.

Dass bei dem auffallenden ophthalmoskopischen Befunde leidliche oder selbst normale Sehschärfe vorkommen kann, ist an sich nicht wunderbarer, als dass Augen mit abgelaufener centraler Chorioretinitis, besonders in Verbindung mit hochgradiger Myopie, noch oft feinsten Druck lesen können.

Das Augenspiegelbild lässt auf das Verhalten der Membranen nur bedingte Schlüsse zu: fehlen muss das Pigmentepithel oder wenigstens das Pigment in demselben, ferner muss fehlen oder kann nur rudimentär vor-

handen sein die Chorioidea, da man ihre Gefäße ja sonst sehen müsste. Die Netzhaut muss natürlich in einem großen Teile der Fälle vorhanden sein, bei centralem Scotom können wir nur auf mangelhafte Beschaffenheit derselben, nicht aber auf Fehlen schließen.

Wenn die in der Litteratur niedergelegten Beobachtungen über »Colobom der Macula« im Vorstehenden zusammengefasst wurden, so erscheint es trotzdem sehr wohl möglich, dass dieselben zum Teil verschiedene Bedeutung haben. Es fehlen aber zur Zeit Anhaltspunkte, um aus der Zahl der Veröffentlichungen prinzipiell verschiedenartige Gruppen auszusondern: Die große Verschiedenheit in Bezug auf Niveauverhältnisse, Refraktion, Sehschärfe und Gesichtsfeld finden wir ebenso auch beim typischen Chorioidealcolobom, und der Einwand, dass für eine ganze Reihe von Fällen nur aus der Anamnese und der Beschaffenheit des ophthalmoskopischen Befundes erschlossen wurde, dass es sich wirklich um einen angeborenen Zustand handelte, ist sowohl für ektatische als nicht ektatische Colobome der Macula zutreffend. Wir werden darin aber keinen Grund sehen, diese Fälle, die doch mit ganz überwiegender Wahrscheinlichkeit angeborene Zustände darstellen, auszuschließen.

Den Ausdruck »Colobom der Macula«, den Kimpel aufzugeben vorschlägt, weil diese Veränderung nicht mehr durch mangelnden Schluss der Fötalspalte erklärt werden könne, behalte ich trotzdem bei, weil ich den Begriff Colobom, wie oben ausgeführt, weiter fasse. Von den anatomischen Verhältnissen beim Maculacolobom ist erst wenig bekannt: Befunde von menschlichen Augen stammen von Bock (Fall 7 und 8) sowie Deyl (113). Scharf umschriebene Ektasien von der Form des Maculacoloboms fanden am hinteren Augenpol beim Kaninchen Hess (73), beim Hunde Zimmermann (112).

Im Falle Bock's, wo die Augen für genauere Untersuchung nicht genügend konserviert waren, fehlte Chorioidea und Pigmentepithel, die Retina bildete ein ganz dünnes Häutchen, in welchem auf dem einen Auge noch Reste der Körnerschicht zu erkennen waren. Bei Deyl war die Chorioidea in ein zartes, dem Scleralgewebe ähnliches Häutchen verwandelt, die Art. cil. brev. sind schon in der Sclera von mächtigen Bindegewebsscheiden umschlossen und dringen mit diesem Bindegewebe unter die Netzhaut, wo sie sich in Höcker verlieren, welche aus Konvoluten erweiterter Gefäße bestehen; in den Scheiden und in der Umgebung der Gefäße liegt viel Pigment. Jene Bindegewebsstreifen perforieren an einzelnen Stellen die Netzhaut und senden Ausläufer, in denen keine Kerne mehr zu erkennen sind, in den Glaskörper. Die Netzhaut überdeckt das ganze Colobom, an den Rändern desselben schwinden die äußeren Schichten, die inneren sind verdünnt. Zwischen Papille und Colobom ist die Chorioidea bindegewebig umgewandelt, die äußeren Netzhautschichten fehlen an dieser Stelle. v. Duyse (122) hat in einem Cyclopenauge zu beiden Seiten eines in der Mittellinie gelegenen Coloboms je ein isoliertes Colobom gesehen, das er in seiner Bedeutung dem Maculacolobom gleichstellt. Es fehlten in demselben Chorioidea und Pigmentepithel; die Retina zeigte rudimentäre Entwicklung.

HESS findet: Umschriebene Ausbuchtung am hinteren Pol, Verdünnung der Sclera auf $^1/_{10}$ der normalen Dicke, Fehlen der Chorioidea, leichte Veränderung der Pigmentepithelzellen am Rande, Reduktion der ganzen Netzhaut auf ein feinstes, bindegewebiges Häutchen innerhalb der Ektasie: keine entzündlichen Veränderungen. ZIMMERMANN giebt an: Fehlen der Aderhaut und Netzhaut, allmählicher Übergang in die normalen Teile am Rande.

§ 8. Colobome am Sehnerveneintritt. Unter den Bezeichnungen Colobom des Sehnerven und der Sehnervenscheide sind in der Litteratur etwa 50 Fälle beschrieben worden, die hier trotz ihres recht verschiedenen Verhaltens zusammengefasst werden sollen, weil es ein vergebliches Bemühen wäre, dieselben nach ihrem klinischen Verhalten kritisch zu sichten. Die bisherigen anatomischen Befunde haben nämlich, wie unten ausführlicher zu erörtern sein wird, bewiesen, dass es vollkommen unmöglich ist, sich aus dem ophthalmoskopischen Bilde bestimmtere Vorstellungen über das anatomische Verhalten des Opticus und seiner Scheiden zu machen. Wir haben uns deshalb an das wohlcharakterisierte klinische Bild zu halten.

An der Stelle der Papille findet man eine rundliche oder vertikal-ovale Grube mit lebhaft reflektierenden Wänden, welche oft von einem dicht pigmentierten Saume eingefasst ist. Die vertiefte Stelle kann die Größe einer normalen Papille ums Doppelte bis Zwanzigfache übertreffen. Innerhalb der Excavation sind wieder sehr ausgesprochene Niveauverschiedenheiten zu erkennen, im allgemeinen derart, dass der untere Teil am tiefsten ausgehöhlt ist, während der obere sich dem Niveau des umgebenden Fundus nähert oder dasselbe erreicht. Im oberen Teil sieht man auch oft noch eine rötliche Färbung, wie sie der Papille zukommt; der untere dagegen ist weiß oder bläulich. Durch die ungleichen Niveauverhältnisse entstehen Schatten, welche sich als dunklere Stellen kenntlich machen.

Nach dem sehr wechselvollen Verlaufe der Centralgefäße kann man im Anschlusse an CASPAR (327) drei klinisch verschiedene Gruppen unterscheiden, wenn auch die anatomischen und ätiologischen Vorstellungen, welche CASPAR auf diese Einteilung gründete, nicht mehr in vollem Umfange aufrecht erhalten werden können.

In der einen Gruppe kommen die Gefäße alle am unteren Rande der Excavation zum Vorschein, auch diejenigen, welche dann nach oben ziehen. Die Gefäßanordnung ist eine ganz unregelmäßige. In der zweiten Gruppe kommen die Gefäße in der Mitte oder näher dem oberen Rande zum Vorschein, ihr Verlauf ist ziemlich regelmäßig. Die tiefste Stelle der Excavation liegt, wie bei der ersten Gruppe, unten. In der dritten kommen die Gefäße überall am Rande der im Centrum am stärksten vertieften Excavation zum Vorschein, ziemlich regelmäßig zur Mitte angeordnet.

Die Sehschärfe schwankt zwischen absoluter Amaurose und S = 1.

die mehrfach gefunden wurde. Die Amaurose im Caspar'schen Falle ist wohl bedingt durch die gleichzeitig vorhandene Retinitis pigmentosa mit fadenförmigen Netzhautgefäßen. Von Nieden (23) wurden Gesichtsfelddefekte nach oben beschrieben, in anderen Fällen waren Gesichtsfeldanomalien nicht nachzuweisen.

Das Sehnervencolobom fand sich in 20 % der Fälle in mikrophthalmischen Augen, einmal war bei sonst normaler Größe des Bulbus die Hornhaut auffallend klein. Von anderen Komplikationen sind zu nennen: Art. hyaloidea persistens, in den Glaskörper hineinragende Gewebszapfen, Linsentrübungen, Lenticonus, Colobom der Iris und Chorioidea sowie der Macula, atrophische chorioiditische Herde, Retinitis pigmentosa und markhaltige Nervenfasern, letztere in einem ganz ungewöhnlichen Falle von Eversbusch (54), wo der Defekt an Stelle der Papille die Form eines Dreiecks hatte; die ausführliche Wiedergabe dieses einzig dastehenden Falles würde hier zu weit führen.

Anatomische Untersuchungen über Sehnervencolobom liegen vor von v. Ammon I[8], Liebreich I[14], Hess (87, Fall 4), v. Duyse (103), Manz (82), Bock (98), Ginsberg (104), Bach (119), Görlitz (111), zusammen 14 Fälle, davon 3 beim Kaninchen.

Berücksichtigen wir nur die genauer mikroskopisch untersuchten Fälle, so ergiebt sich, dass Defekte am Sehnerven sowie seinen Scheiden vollkommen fehlen können und, wenn vorhanden, das ophthalmoskopische Bild nur im Falle Ginsberg erklären, während in allen anderen die ophthalmoskopisch wahrgenommene, tiefe Ektasie darauf beruht, dass sich an den unteren Rand des normalen oder wenig veränderten, von oben schräg an den Bulbus herantretenden Sehnerven eine cystische Ektasie der Bulbuswandung anschließt.

Das Foramen sclerae ist dabei stets erheblich vergrößert. Innerhalb jener Ektasie, deren Wand von der Sclera oder der Sclera ähnlichem Bindegewebe gebildet wird, fehlt die Chorioidea sowie das Pigmentepithel, während retinale Elemente darin in mehr oder weniger deutlicher Ausbildung nachgewiesen werden. Die Nervenfasern können den Grund der Ektasie überschreiten und sich zum unteren Teile der Netzhaut begeben. Innerhalb der Sclerallamellen, welche die Wand der Ektasie bilden, wurden cystische Räume ohne endotheliale Auskleidung gefunden, in einem anderen Falle lagen solche Cysten in dem der Sclera aufgelagerten, lockeren Gewebe.

Die Anomalien am Sehnerven selber bestehen in abweichendem Verhalten der Centralgefäße und in Defekten des Nerven bezw. seiner Scheiden. Die Centralgefäße fehlten im Sehnerven fünfmal, sie verliefen dann an der unteren Seite oder innerhalb der Scheide, durchbohrten den Boden des Coloboms und verzweigten sich von hier aus. In anderen Fällen traten sie abnorm dicht hinter dem Bulbus in den Sehnerven ein. Wenn

Fig 14. Colobom am Sehnerveneintritt nach Caspar (aus der Festschrift für Helmholtz).



Fig. 15. Colobom am Sehnerveneintritt nach Saemisch (aus der Festschrift für Helmholtz).



nun, wie es besonders schön in dem Falle von Görlitz stattfand, die Gefäße sich innerhalb des Sehnerven teilen, sich dann in die Ektasie begeben und am Rande derselben hakenförmig umgebogen zum Vorschein kommen, so entsteht ein ophthalmoskopisches Bild, wie in der Gruppe 3 von Caspar, ohne dass hier eine trichterförmige Aushöhlung des ocularen Sehnervenendes vorliegt, wie es dort angenommen wurde.

Ein wirklicher Defekt im unteren Teile des Sehnerven war am deutlichsten im Falle I von Bock; bei Ginsberg lag die tiefe Excavation ganz in der Papille, in anderen Fällen finden sich Anomalien an der Lamina cribrosa, welche ganz fehlen oder umschriebene Defekte aufweisen kann; solche wurden auch einmal in dem Nerven selber hinter der Lamina gesehen. Mehrmals wurden gefäßführende Bindegewebszapfen beschrieben, welche aus dem unteren Teile der Papille in den Glaskörper ragten; im zweiten Falle von Manz inserierte sich ein solcher Strang an einer Netzhautfalte. An den Sehnervenscheiden fanden sich

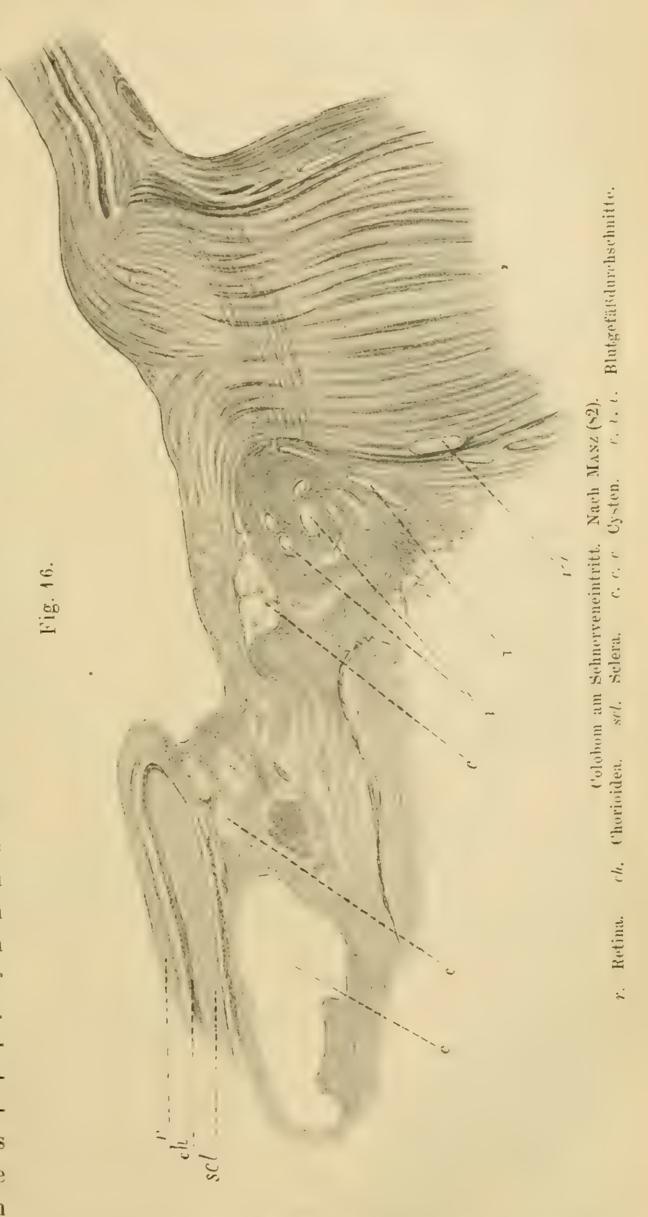


Fig. 16.

Colobom am Sehnerveneintritt. Nach Manz (82). *r.* Retina. *ch.* Chorioidea. *scl.* Sclera. *c. c. c.* Cysten. *t. t. t.* Blutgefäßdurchschnitte.

meistens keine Veränderungen, einigemale waren sie unten auffallend verdickt; Erweiterung des Zwischenscheidenraumes war ein ganz inkonstanter Befund.

Hat so die anatomische Untersuchung ergeben, dass wohl sicher ein großer Teil der Fälle von sog. Colobom des Sehnerven richtiger als umschriebenes ektatisches Aderhautcolobom oder beginnende Orbitalcyste bezeichnet würde, und dass ein Defekt am Sehnerven selber dabei gar nicht zu bestehen braucht, dass man ferner nicht in der Lage ist, auf Grund klinischer Untersuchung irgend eine sichere Vorstellung über das Verhalten des Sehnerven und seiner Scheiden zu gewinnen, so wird es zweckmäßiger sein, die Ausdrücke »Colobom des Sehnerven« und »Colobom der Sehnervenscheide« aufzugeben und nur von Colobomen am Sehnerveneintritt zu sprechen.

Außer dem sog. Sehnervencolobom wurden als angeborene Anomalie des Sehnervenkopfes umschriebene, tief excavierte Gruben an verschiedener Stelle und in ungleicher Zahl beschrieben (Schöler, 15, Wiethe, 27, Remak, 41, Schnabel, 40, Stood, 42, Bock, 98).

Anatomische Befunde solcher Fälle fehlen bisher; man könnte daran denken, dass umschriebene Defekte der Lamina cribrosa oder der Nervensubstanz selber, wie sie Görlitz gefunden, hier zu Grunde liegen. Ob diese Befunde überhaupt in irgend einem engeren Zusammenhange mit dem Colobom des Sehnerven stehen, halte ich für ganz ungewiss. Einen Übergang beider Anomalien ineinander könnte man allerdings in einem Falle von v. Duyse (43) sehen, wo innerhalb einer total excavierten und aufs Dreifache vergrößerten Papille drei solche umschriebene Gruben vorkamen.

Der sog. »Conus nach unten« ist, wie die Untersuchungen von Jäger (13), Schnabel (40) und Fuchs (29) ergeben haben, in den meisten, vielleicht sogar in allen Fällen, eine angeborene Anomalie und wird von den Autoren als ein rudimentäres Colobom der Sehnervenscheide oder der an den Sehnerven angrenzenden Aderhaut aufgefasst. Er muss deshalb hier kurze Erwähnung finden.

Wollenberg (69) hat auf die Beziehung dieser Anomalie zu Geisteskrankheiten hingewiesen. Unter etwa 6400 Fällen von Geisteskrankheiten wurde der Conus nach unten bei 87 Individuen, d. h. in ca. 1,3% der Fälle gefunden. Vossius (53) fand ihn unter 6065 Patienten der Augen-Poliklinik 55 mal, also bei ca. 0,9% der Fälle. Die Differenz ist nicht groß genug, um darauf wesentliche Schlüsse zu basieren. Bemerkenswert ist dagegen, dass bei den angeborenen Psychosen (Hysterie, Hystero-epilepsie, Idiotie und Imbecillität, Epilepsie) ein auffallend hohes Procentverhältnis des Conus nach unten (bis zu 4,72%) gefunden wurde. Es ist daher vielleicht berechtigt, die Anomalie, wenn sie mit anderen angeborenen Fehlern zugleich auftritt, zur Unterstützung der Annahme

einer angeborenen Disposition zu Geisteskrankheiten heranzuziehen; viel zu weit geht aber nach meiner Ansicht Wollenberg, wenn er sagt: »Besonders auch in zweifelhaften forensischen Fällen, in denen genügende Anhaltspunkte für die Annahme einer angeborenen Disposition zu Geisteskrankheiten zunächst nicht vorhanden zu sein scheinen, werden wir auf diese Anomalie zu fahnden haben und berechtigt sein, aus dem Conus nach unten entsprechende Konsequenzen zu ziehen.«

Die Papille, welche häufig auffallend klein ist, zeigt fast niemals die normale Kreisform, sondern ist meist horizontal-oval, wobei ihr unterer Rand sich einer geraden Linie nähern kann. Sie wird durch die angrenzende weißliche Sichel zur Kreisform ergänzt; außerdem kommen ganz unregelmäßige, annähernd dreieckige und ganz selten vertikal-ovale Papillen vor. Die physiologische Excavation ist öfters in der Richtung der Sichel verschoben. Die Sichel kann etwas tiefer liegen als die Oberfläche der Papille; die nach unten gelegenen Teile des Fundus sind manchmal, aber keineswegs immer, durch auffallende Pigmentarmut ausgezeichnet.

Refraktionsanomalien, besonders Astigmatismus, sind auffallend häufig, ebenso mangelhafte Sehschärfe; indessen ist dieselbe bei genauer Korrektion des Astigmatismus nach Vossius doch vielfach eine wesentlich bessere, als andere Untersucher fanden. Szili (34) nimmt an, dass beim Conus nach unten die Ebene der Papille schräg von vorn oben nach hinten unten gerichtet sei, und konstruiert daraus einen »Astigmatismus fundi«, der die mangelhafte Sehschärfe erklären könne. Dem ist entgegenzuhalten, dass die Sehschärfe durch das Verhalten der Fovea bedingt ist, an der eine ähnliche Schrägstellung der Augenwand nicht nachgewiesen ist. Der Conus nach unten wurde zusammen mit typischem Chorioidealcolobom sowie Maculacolobom gesehen.

Die Bedeutung des abwärts gerichteten Conus scheint mir noch nicht genügend klargestellt. Denselben als Sehnerven- bezw. Sehnervenscheidencolobom zu deuten, haben wir, wie mir scheint, mangels genügender anatomischer Befunde noch kein Recht. Eine genaue anatomische Untersuchung liegt von Salzmann (95) vor, indessen fehlte hier der Augenspiegelbefund, welcher aus einer Zusammenstellung der Serienschnitte rekonstruiert wurde. Das Pigmentepithel und die inneren Aderhautschichten fehlten, die Retina war im Bereiche der Sichel verdoppelt: die äußere Lage, deren wenig entwickelte Nervenfaserschicht nach der Sclera hin gerichtet war, zeigte nur an umschriebener Stelle eine solche Ausbildung, dass sie mit Sicherheit als Retina erkannt werden konnte; im übrigen bestand sie aus einem atypischen Gewebe. Die innere Lage, in welche die Nervenfasern von der Papille übergingen, zeigte bei guter Entwicklung der inneren Netzhautschichten eine mangelhafte der äußeren; die Übergangsstelle der Lagen ineinander lag am Papillenrande. Der Befund wird von dem Autor

als Colobom der Chorioidea bezw. Retina gedeutet und mit dem Fötalspalt in Verbindung gebracht.

Ob diese Deutung des Conus nach unten verallgemeinert werden darf, bleibt unentschieden. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass Coni, von denen man mit ebensoviel Recht wie bei den abwärts gerichteten annehmen darf, dass sie angeboren sind, in allen möglichen anderen Richtungen gefunden werden (Vossius, 53). Wenn der Autor die abwärts gerichteten als unvollständige, von der Fötalspalte abhängige Aderhautcolobome, die anderen aus einer mangelhaften Entwicklung der Chorioidea am Sehnervenansatz erklären will, so scheinen mir beweisende Gründe für eine solche Unterscheidung bisher zu fehlen. Um hier weiter zu kommen, müssen zunächst mehr anatomische Befunde typischer Fälle erhoben werden. Eine Vergrößerung des blinden Fleckes kann nur beweisen, dass an der betreffenden Stelle die percipierenden Elemente der Retina fehlen, nicht aber diese selbst.

§ 9. Colobom des Glaskörpers. Es stellt eine im unteren Teile des Glaskörpers befindliche Einkerbung dar, welche in den höchsten Graden von der Papille bis in die Gegend des Ciliarkörpers verfolgt werden kann, während sie in anderen Fällen nur im vorderen oder hinteren Abschnitte nachweisbar ist. Ihre Tiefe ist recht verschieden. Die Spalte ist verursacht durch bindegewebige, gefäßführende Stränge, welche in das Innere des Bulbus von der Papille oder von unten hineinragen; in einem Falle (Hess, 87) bestand der Zapfen nicht aus Bindegewebe, sondern aus einer Netzhautfalte. Ältere Beobachtungen dieser Anomalie von v. Ammon, Arnold, Stellwag, Hannover werden von Manz (1) mitgeteilt, eine schöne Abbildung von Ecker wiedergegeben. Die ersten genauen histologischen Befunde rühren von Hess her, welcher den Glaskörper ganz normal fand und nur einmal eine gewisse Vermehrung der sogenannten subhyaloiden Zellen feststellte. Die Ränder des Spaltes waren mit einer zarten Hyaloidea bekleidet. Weitere Fälle teilte Bock mit.

Fig. 17.

Colobom des Glaskörpers. Nach Ecker (aus Graefe-Saemisch. I. Aufl.).

§ 10. Colobom der Linse. Unter diesem Namen fassen wir angeborene Formanomalien des Linsenrandes zusammen, welche im großen und ganzen drei verschiedene Typen zeigen. Entweder wir haben mehr oder weniger ausgesprochene Einkerbungen des Linsenrandes vor uns, oder derselbe nähert sich an umschriebener Stelle einer geraden Linie, wobei dann öfters ein kleiner, medianer Höcker beobachtet wurde, welcher der Hinterfläche etwas näher gerückt war als der vorderen. Der

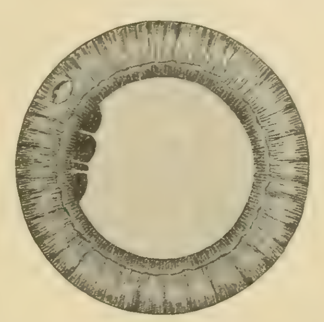
dritte Typus ist dadurch gekennzeichnet, dass die Linse nach unten zugespitzt und verlängert ist, wobei der antero-posteriore Durchmesser in diesem Teile verkleinert ist. Hiermit kann gleichzeitig eine Einkerbung an der Spitze vorhanden sein, während in der zweiten Gruppe der Durchmesser der Linse in der Richtung des Coloboms verkürzt zu sein pflegt. Es kommen aber auch Übergänge der einzelnen Typen vor, z. B. eine im vertikalen Durchmesser verkürzte Linse, deren unterer Rand sich einer geraden Linie nähert und in der Mitte eine Einkerbung zeigt. Ganz selten wurden zwei tiefe Einkerbungen dicht nebeneinander gesehen (Meyer, 88).

Fig. 18.



Colobom der Linse und des Corpus ciliare.
Nach Bock (98).

Fig. 19.



Colobom der Linse.
Nach Christen (101).

Die Linsencolobome gehören nicht gerade zu den häufigen Missbildungen, werden aber wohl oft aus leicht begreiflichen Gründen übersehen. Kämpffer (124) hat in seiner die Litteratur mit größter Vollständigkeit umfassenden Arbeit 132 mit Linsencolobom behaftete Augen zusammengestellt. Meistens ist die Anomalie einseitig. In der Mehrzahl der Fälle fand sich das Colobom in der Richtung nach unten, öfters allerdings mit seitlicher Abweichung nach außen oder innen; 24 mal aber lag der Defekt in anderer Richtung und zwar nach oben, innen, nach innen oben, nach außen oben. Besonders sei hier gleich betont, dass sowohl Einkerbungen als Abflachungen des Randes sowohl bei den abwärts als den anders gerichteten Colobomen vorkommen.

Unter den abwärts gerichteten zeigt etwas mehr als die Hälfte der Fälle gleichzeitig typisches Colobom der übrigen Teile (Iris, Chorioidea, Opticus) in mannigfacher Kombination, in den übrigen Fällen ist nur die Linse betroffen.

Gleich gerichtetes Iriscolobom wurde bei den nicht nach unten gelegenen Linsencolobomen viermal beschrieben (Lang, 77, Christen, 101, Hess, 91, zwei Fälle). Teilweise mangelhafte Entwicklung der Iris in der betreffenden Richtung sahen Bronner (105) und Baas (94), Hess (108) eine Andeutung

eines gleich gerichteten Coloboms des Ciliarkörpers; gleichzeitige Corektopie in derselben Richtung (Schaumberg, 196).

Wegen der Bedeutung, welche den Fällen von Baas und Vossius (93) bei der Erklärung mancher Linsencolobome beigemessen ist, möchte ich dieselben kurz anführen.

In beiden Fällen lag das Colobom nach innen; in ersterem befand sich gegenüber dem Linsendefekt ein Bindegewebszapfen, welcher, von der Gegend des kleinen Iriskreises ausgehend, um den Pupillarrand nach hinten bog, wo er etwa 1 mm weit hervorragte; in seinem Bereiche fehlte das Pigment der Iris, während an seinen Rändern stärkere Pigmentierung bestand. Die Linse war vollkommen klar. Im zweiten Falle hat die total getrübte Linse Nierenform; in dem tief eindringenden Linsenspalt sah man ein zartes Häutchen, welches der Hinterfläche der Linse auflag und ein bluthaltiges, von einem der sichtbaren Ciliarfortsätze herkommendes Gefäß enthielt, das sich in der Richtung nach dem Linsencentrum hin verästelte.

Zu einer statistischen Verwertung sind die Angaben über die Durchsichtigkeitsverhältnisse der colobomatösen Linsen zu ungenau: vollkommene Durchsichtigkeit, Totalstaar, Schichtstaar an demselben oder am anderen Auge, hintere Polarkatarakt, umschriebene Trübungsstreifen in den hinteren Teilen der Linse (diese Streifen dürften wohl öfters der Hinterfläche aufliegen) wurden beobachtet. Natürlich ist lange nicht immer zu entscheiden, zu welcher Zeit etwa vorhandene Trübungen entstanden sind.

So inkonstant wie die Verhältnisse der Durchsichtigkeit, ist die Beschaffenheit der Zonula: vollkommenes Fehlen im Bereiche des Coloboms wird ebenso ausdrücklich betont wie vollkommene Entwicklung in anderen Fällen, so z. B. bei den großen, nach unten liegenden Defekten in den Fällen von Schiess (52) und Cissel (79). In anderen wurde spärliche, unregelmäßige Entwicklung gefunden. Einige Male war im Bereiche des Coloboms eine Abhebung der Linsenkapsel zu sehen.

Bei größeren Defekten der Linse wurde in der Richtung derselben auch partielles Irisschlottern gesehen, ohne dass eine Verschiebung der Linse vorlag. Linsenektopie besonders nach oben steht mit dem Colobom in näherer Beziehung.

Das Linsencolobom als solches dürfte nur selten eine ausgesprochene Sehstörung bedingen. Nach Kämpffer fehlen bei 55 von 82 Augen alle Angaben über Beschwerden, bei 22 ist Myopie angegeben, also in einem ziemlich hohen Procentverhältnis. Auf umschriebenen, durch das Colobom veranlassten Linsenastigmatismus hat Knapp hingewiesen. Als Unicum steht der Fall von Chibret (92) da, in welchem ohne gleichzeitige Linsenverschiebung der untere Teil der Pupille aphakisch war ($+ 12D, S = {}^1/_4$).

Die anatomischen Untersuchungen von Bock und Hess wurden an kataraktösen Linsen angestellt, konnten also über die Beschaffenheit der

Linse im Gebiete des Coloboms keine besondere Auskunft geben. In einem Mikrophthalmus hat Hess (62) an der Stelle eines Linsencoloboms einen mit dem System der gefäßhaltigen Linsenkapsel zusammenhängenden Strang gefunden.

Die von Bach (119) mitgeteilten Befunde können meiner Ansicht nach nicht als Linsencolobome gedeutet und verwertet werden. Eine Einkerbung der Linse in der Gegend des hinteren Pols ist doch kein typisch gelegenes Linsencolobom.

§ 11. Colobom der Zonula. Defekte in der Zonula kommen besonders vor bei Spaltbildungen im Ciliarkörper, so waren solche vorhanden in den Bock'schen Fällen, wo bei Linsencolobom die Zonula fehlte. Die Form des Zonulacoloboms ist meist ein Dreieck, dessen Spitze nach dem Linsenrande gerichtet ist. Unregelmäßige Anordnung und Verlauf der Zonulafasern kann als Andeutung eines Coloboms betrachtet werden, es kommt bei rudimentär entwickeltem Ciliarkörpercolobom vor. Indessen ist besonders darauf hinzuweisen, dass vollkommen normales Verhalten der Zonula bei völligem Fehlen der Ciliarfortsätze und höchst dürftiger Ausbildung des Ciliarkörpers vorkommen kann (Bach).

§ 12. Die Entstehung der Colobome. Alle Versuche, die Entstehung der Colobome zu erklären, mussten so lange auf die größten Schwierigkeiten stoßen, als man über die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse noch keine genauere Kenntnis besaß. Noch in irrtümlichen Vorstellungen befangen, aber doch den Anfang einer wissenschaftlichen Erkenntnis anbahnend, ist die Ansicht v. Ammon's (18), welcher als erster ein colobomatöses Auge zerlegte, das Colobom der inneren Membranen in der vorophthalmoskopischen Zeit nachwies und zu der Vorstellung kam, dass die normaler Weise in der Entwicklung der Aderhaut vorhandene Spalte sich zu spät schließe, wodurch auch die unvollkommene Entwicklung der Iris bedingt werde. Die Entdeckungen von Remak, Schöler und v. Koelliker führten dann zu der Erkenntnis, dass die Fötalspalte nicht der Aderhaut, sondern der Netzhaut und dem Pigmentepithel, also den beiden Blättern der sekundären Augenblase angehört, dass dagegen die Aderhaut und die Iris normaler Weise keine Spalte aufweisen.

Hieraus wurde der Schluss gezogen, dass die Entstehung des Coloboms auf einem mangelhaften Schluss der Netzhautspalte beruhe, wodurch sekundär ein Defekt der Chorioidea entstände, indem die Differenzierung des Kopfplattengewebes zur Aderhaut an der Stelle des Spaltes ausbleibe oder wenigstens mangelhaft werde. Manz (I) fasste daher seine Ansicht in der ersten Auflage dieses Buches dahin zusammen, dass drei Faktoren beim Coloboma bulbi zur Geltung kommen, wenn auch nicht in

allen Fällen zugleich: eine Störung im Schließungsprocess der fötalen Augenspalte, eine daran sich knüpfende der sekundären, aus den das Auge umgebenden Kopfplatten entstehenden Bildungen und eine Ektasie der endlich sich bildenden Narbe, resp. eine unter dem Einflusse eines inneren Augendrucks erfolgende Dehnung der der Lücke anliegenden Gebilde. Als Ursache des verzögerten Schlusses sieht MANZ mit größter Wahrscheinlichkeit eine mangelhafte Rückbildung des in den Fötalspalt eingestülpten Kopfplattengewebes an, wobei den Blutgefäßen eine hervorragende Rolle zugeschrieben wird. Hatte man doch in einzelnen Fällen Stränge gesehen, welche mit der Linsenkapsel und Bulbuswand im Zusammenhang standen und Verzweigungen der Arteria hyaloidea enthielten. Wo keine solchen Reste vorhanden waren, konnte man die Annahme machen, dass sie sich noch nachträglich zurückgebildet hätten. Das Colobom der Iris wurde so gedeutet, dass das Hervorsprossen dieser Membran, welche einerseits aus dem vorderen Rand der sekundären Augenblase, andererseits aus dem Gewebe der Chorioidea auswachse, unterbleiben müsse, wenn der Fötalspalt sich zu spät oder gar nicht schließe. Bei dem isolierten Iriscolobom könne man sich vorstellen, dass der zur Zeit des Auswachsens der Iris noch ungeschlossene Fötalspalt sich später dennoch schließe und nur in seinem vordersten Teile offen bleibe. Ein Aderhautcolobom ohne Irisspalte könne durch nachträgliche Verwachsung eines vorher vorhanden gewesenen Iriscoloboms, ferner durch eine nachträgliche Sprengung der kaum geschlossenen Fötalspalte durch den intraocularen Druck erklärt werden, oder durch die Annahme, dass die Verzögerung im Schlusse der Spalte nur im hinteren Teile derselben zur Geltung gekommen sei.

Mit Recht konnte MANZ auf Grund des damals vorliegenden Materials die Frage nach der Entstehung der Colobome als im wesentlichen gelöst ansehen. Die Beobachtungen der letzten 20 Jahre haben indessen der MANZ'schen Erklärung, welche im Prinzip an die Fötalspalte gebunden ist, gar manche Schwierigkeiten bereitet derart, dass einer der neuesten Autoren (GINSBERG, 104) so weit geht, zu behaupten, dass die Colobome nur durch eine Theorie erklärt werden können, welche sich völlig von der Fötalspalte lossagt. Wir finden also jetzt die extremsten Gegensätze der Anschauungen vertreten und müssen festzustellen suchen, ob heute eine einheitliche Erklärung der Colobome überhaupt möglich ist, und vor allem, welche Ansichten am besten durch Thatsachen gestützt erscheinen. Im voraus mag gleich bemerkt werden, dass ein abschließendes Urteil mir zur Zeit verfrüht erscheinen würde.

Die wichtigsten neuen Thatsachen, welche ein unbedingtes Festhalten der damaligen MANZ'schen Auffassung zur Erklärung aller Fälle verhindern, dürften folgende sein:

1. Während Manz mit Recht die damals spärlich vorliegenden Beobachtungen über atypisch gerichtete Colobome der Iris als nicht hinreichend sicher beobachtet anzweifeln konnte, und atypische Aderhautcolobome mit Ausnahme der macularen gänzlich fehlten, verfügen wir jetzt über eine nicht unerhebliche Zahl durchaus einwandsfreier Beobachtungen von atypisch gerichteten Colobomen der Iris, Linse und Chorioidea. Ein Teil derselben unterscheidet sich in seinem klinischen Aussehen einzig und allein durch die abweichende Lage von den abwärts gerichteten.

2. Die Maculacolobome können nicht mehr aus dem Fötalspalt erklärt werden. Die embryologische Auffassung von der Bedeutung der Fovea centralis hat auf Grund genauerer Untersuchungen, als man sie früher besaß, eine grundsätzliche Änderung erfahren müssen. Aus der Thatsache, dass die Fovea eine Vertiefung in der Netzhaut darstellt, ferner dass die isolierten Colobome der Macula in ihrem klinischen Aussehen mit den abwärts gerichteten übereinstimmten und sogar hier und dort gleichzeitig mit solchen beobachtet wurden, schloss man früher, dass die Fovea ein Überrest des Fötalspaltes sein müsse und ein ausgedehnteres Offenbleiben der Spalte an dieser umschriebenen Stelle das Colobom der Macula erklären könne. Ein schwerwiegender Einwand gegenüber dieser Auffassung blieb trotz aller Hilfshypothesen die gerade nach außen vom Sehnerven befindliche Lage der Fovea. Nur eine Drehung des ganzen Augapfels während der Entwicklung desselben schien diese Schwierigkeit wegräumen zu können. Vossius (53) glaubte eine solche Rotation als thatsächlich vorhanden nachweisen zu können: er fand, dass die Centralgefäße beim Erwachsenen unten außen in den Sehnerv eintreten, was gegenüber der Lage des Fötalspaltes nach unten innen eine Drehung des Opticus um mindestens 90° von unten nach außen beweise. Dass auch der Bulbus an dieser Rotation teilnehme, erschloss er daraus, dass nach seiner Untersuchung der Rectus sup. beim fünf- und sechsmonatlichen Embryo im lateralen Teil der Orbita verläuft, während er allmählich immer mehr medial rückt und beim Erwachsenen ziemlich genau in der Mitte liegt. Die Untersuchungen von Deyl (106) und Henckel (123), einem Schüler Strahl's, haben nun aber ergeben, dass die Eintrittsstelle der Centralgefäße keineswegs regelmäßig unten und außen, sondern unten, höchstens unten und etwas nach innen, sich befindet, ferner dass der Rectus sup. stets die gleiche Lage hat, sodass die Vossius'sche Lehre ihrer wichtigsten Stützen beraubt und nicht mehr aufrecht zu erhalten ist.

Da sie aber für die allermeisten Arbeiten über die Colobome während eines Zeitraumes von 14 Jahren geradezu maßgebend war, muss ich hier noch kurz ausführen, warum dieselbe, auch wenn die thatsächlichen Angaben richtig

gewesen wären, niemals eine Rotation des Bulbus um 90° und die Lage der Fovea nach außen vom Sehnerven hätte erklären können.

Erstens fehlt in den beiden Vorgängen, der Veränderung in der Lage der Centralgefäße und des Rectus superior, eine genügende zeitliche Übereinstimmung.

Der zweite Punkt ist folgender: v. Koelliker und Manz haben angenommen, dass die Fovea dem obersten Ende des Fötalspaltes entspräche, also ursprünglich oberhalb der Eintrittsstelle des zukünftigen Sehnerven läge. Fände nun eine Rotation im Vossius'schen Sinne statt, so ist es klar, dass die künftige Fovea nicht temporal, sondern nasal vom Sehnerveneintritt zu liegen käme. Es ist also unrichtig, wenn stets in der Litteratur die Behauptung wiederkehrt, dass die von Manz und v. Koelliker angenommene Drehung des Bulbus durch die Vossius'schen Untersuchungen bewiesen sei. Vossius hat nämlich irrtümlicher Weise angegeben, dass Manz die Fovea aus dem vorderen Abschnitte der fötalen Spalte hervorgehen lasse, eine Vorstellung, die, wie mir scheint, selbst theoretisch kaum durchführbar wäre, und hat offenbar deshalb keinen Widerspruch zwischen seinen und Manz' Angaben gefunden.

Die angeführten Einwände schienen mir die wichtigsten gegen die theoretische Berechtigung der Drehungshypothese zu sein. Da ihre thatsächlichen Unterlagen aber nicht mehr haltbar sind, so unterlasse ich es, die zahlreichen, mehr oder weniger wichtigen Einwände anzuführen, die sonst noch gegen dieselbe beigebracht worden sind.

Die Annahme der Drehung war aber auch nur so lange notwendig, als die Fovea ein Rest des Fötalspaltes zu sein schien. Nun hat aber Chievitz (68) den Nachweis erbracht, dass sich die Fovea erst in den letzten Monaten des embryonalen Lebens entwickelt und mit dem Fötalspalt gar nichts zu schaffen hat. Ferner ist die Annahme, die weite Verbreitung hat, dass der Augenspalt über die Eintrittsstelle des Sehnerven nach oben reicht oder reichen könne, unbegründet. Dieselbe wurde hauptsächlich gemacht, weil es Colobome giebt, die nach oben über den Sehnerven hinausreichen und die Papille einschließen. Es ist aber unzulässig, aus pathologischen Befunden bindende Rückschlüsse auf normale Vorgänge zu machen. Es wird sich auch im weiteren zeigen, dass jene Annahme entbehrlich ist.

Aus den angeführten Thatsachen, welche sich auf die Fovea beziehen, folgt, dass wir nach unseren heutigen Kenntnissen keine Berechtigung haben, die isolierten Maculacolobome aus der Fötalspalte zu erklären, wie dies Manz in der ersten Auflage dieses Buches thun konnte.

3. Beide Blätter der sekundären Augenblase können im Colobomgebiet vorhanden sein, die eigentliche Retina, wenn auch mit veränderter Struktur, ist sogar fast immer nachweisbar, während Manz auf Grund der damaligen Befunde ein ziemlich regelmäßiges Fehlen der Retina im Colobom annehmen musste.

Aus dem Vorkommen der zahlreichen, atypisch gerichteten Colobome,

der veränderten Auffassung über die Bedeutung der Fovea und dem Sturze der Rotationshypothese folgt, dass eine einheitliche Erklärung aller Colobome unmöglich ist, sofern wir für die der typischen an der Manz'schen Auffassung festhalten wollen. Ob man dazu berechtigt ist, ist thatsächlich ein durchaus strittiger Punkt geworden. Während die frühere Auffassung lautete: weil die Maculacolobome klinisch den typischen gleichen, müssen beide aus dem Fötalspalt erklärt werden, hat man nun gesagt: weil es Colobome giebt, die den typischen gleichen und nicht aus dem Fötalspalt erklärt werden können, dürfen auch die letzteren nicht mehr so wie bisher aufgefasst werden. Diese Auffassung kann noch durch die Thatsache gestützt werden, dass sich in manchen Fällen typische Colobome am einen, atypische am anderen, ja sogar beide an demselben Auge gefunden haben.

Es lässt sich nun nachweisen, dass bei einem Teile der typischen Colobome der Fötalspalt nicht oder wenigstens nicht vollständig geschlossen ist. Wenn wir also hierin das Wesentliche der Colobombildung erblicken würden, so wäre eine einheitliche Erklärung der typischen und atypischen ausgeschlossen. Es ließen sich dann aber nicht einmal die typischen einheitlich erklären, da bei einem erheblichen Teile derselben ein Verschluss des Fötalspaltes nachweislich erfolgt ist. Dies führt uns dahin, in dem fehlenden oder erfolgten Spaltenschluss nicht das Wesentliche, Primäre zu erblicken, sondern die erste Störung außerhalb der Augenblase, in dem umgebenden Gewebe zu suchen. Damit bleibt die Möglichkeit einer einheitlichen Erklärung aller Colobome gewahrt, und wir wissen nur nicht, warum gerade die Gegend des Fötalspaltes von den Colobomen so auffallend bevorzugt wird.

Sehen wir uns zunächst nach den anatomischen Befunden um, welche beweisen, dass in gewissen Fällen der Fötalspalt sich nicht schloss, so wären folgende zu nennen:

In ihrer Wichtigkeit meistens nicht genug gewürdigt ist die von Lieberkühn gemachte Beobachtung, dass bei gewissen Hühnerrassen regelmäßig ein Colobom des Ciliarkörpers dadurch entsteht, dass die Ränder der Augenblase an einer hier stets vorhandenen Gefäßschlinge ein Hindernis der Vereinigung finden und sich nach außen umschlagen. Die Netzhaut ist dann an den Colobomrändern verdoppelt, und ähnliche Befunde hat man auch beim Menschen gesehen. Diese während der Entwicklungszeit regelmäßig vorhandene Gefäßschlinge kann sich später noch völlig zurückbilden. Auch der Kamm der Vögel ist ein in den Fötalspalt eingedrungenes, mesodermales Gebilde, das einen Verschluss des Spaltes an dieser Stelle unmöglich macht.

Die gleiche Wirkung haben die Strangbildungen, welche Hess u. a. beschrieben haben. Dieselben enthalten Gefäße, welche nachweislich dem

System der Arteria hyaloidea angehören, und verbinden die Umhüllungsmembranen der Augenblase mit der Hinterfläche der Linse. Sie dringen unterhalb des Sehnerven in das Innere des Auges ein und können selbstverständlich nur an der Stelle des Fötalspaltes vorkommen.

Gegenüber diesen Befunden ist auch der Einwurf unzulässig, welchen Ginsberg gegenüber der Bedeutung der Bock'schen Befunde erhoben hat. Bock spricht nämlich auf Grund seiner oben angeführten anatomischen Untersuchungen den Satz aus: »Die Persistenz der Mesodermgefäße oder der von ihnen abstammenden Bindegewebsstränge ist die Ursache eines mangelhaften Verschlusses der fötalen Augenspalte.« Mit Recht hebt Ginsberg demgegenüber hervor, dass bei der normalen Entwicklung nur ein Gefäß in den Augenspalt eindringe, dass daher Gefäße, welche ins Colobom eindringen, nur dann als Reste normaler Entwicklungsvorgänge betrachtet werden dürfen, wenn ihr Zusammenhang mit dem System der Arteria hyaloidea nachweisbar ist; die Centralgefäße müssten also im Opticus in solchen Fällen fehlen, was nur für einige wenige der Bock-schen Beobachtungen zutreffe. Die dort gefundenen Gefäße könnten vielmehr pathologischen Vorgängen ihre Entstehung verdanken.

Nun kann allerdings der Verschluss des Fötalspaltes durch diese Stränge nur an ganz umschriebener Stelle verhindert werden, und es beweist ihre Anwesenheit noch nicht, dass sie die Ursache der großen Hintergrundscolobome sind.

Es ist aber zu erwägen, dass in den Fötalspalt echtes, zelliges Mesoderm eindringt, mit welchem die eine Gefäßschlinge der Arteria hyaloidea in den Bulbus gelangt. Es könnte deshalb dieses Mesoderm auch in größerer Ausdehnung persistieren und eventuell wuchern, ohne dass es Zweige der Arteria capsularis zu enthalten brauchte, und man könnte sich vorstellen, dass es noch nachträglich vascularisiert wird. Die mediale, bindegewebige »Raphe«, an deren Rändern man die Umschlagsstelle der sekundären Augenblase gesehen hat, kann kaum anders erklärt werden. Auch hier läge also ein Zustand vor, der nur am Fötalspalt denkbar ist.

Aus diesen Gründen können wir, wie mir scheint, die Auffassung nicht abweisen, dass bei einem Teile der typischen Colobome der verhinderte Schluss der Fötalspalte wenigstens eine wichtige Rolle spielt. Warum die Stränge persistieren, ist eine weitere Frage, die noch zu erörtern sein wird.

Aus dem Fehlen der Retina im Bereiche des Coloboms allein darf dagegen noch durchaus nicht geschlossen werden, dass hier ein Verschluss der Fötalspalte ausgeblieben ist. Es muss nachdrücklich betont werden, worauf schon Haab (19) als erster hingewiesen hat, dass das Ergebnis der anatomischen Untersuchung ganz verschieden sein kann, wenn dieselbe bei verschieden alten Individuen ausgeführt wird: die beim Embryo oder Neugeborenen vielleicht noch im ganzen Colobome vorhandene Retina kann

sekundär bei Ektasie des Coloboms vollkommen atrophieren, wie wir es ja auch vom erworbenen hinteren Staphylome kennen. Gerade der Fall Pause's 20) z. B., welcher die vollständigste Entwicklung der inneren Membranen zeigte, stammt vom Neugeborenen. Sekundäre, durch Ektasie herbeigeführte Atrophie der inneren Membranen könnte es auch erklären, dass gewisse Colobome den Sehnerven nach oben überschreiten und seitlich so groß werden, dass die Gegend der Macula noch in ihren Bereich fällt. Die ektatischen Colobome bieten überhaupt die komplizierteren Verhältnisse dar.

Ist nun aber für die Colobome, in welchen die Netzhaut fehlt, die Annahme wenigstens zulässig, dass die Fötalspalte sich nicht schloss, die Gebilde aber, welche den Schluss hinderten, sich noch nachträglich zurückbildeten, so ist die Annahme eines fehlenden Verschlusses unmöglich, wenn im ganzen Bereiche des Coloboms die Netzhaut vorhanden ist. Denn ein sekundäres Hineinziehen von Netzhaut in das Colobom durch Narbenzug kann diesen Befund niemals erklären.

Man spricht so viel vom »Narbengewebe« im Colobom, dem man ohne weiteres die Eigenschaft der Schrumpfung zuerkennt. Wenn man, wie dies die betr. Autoren thun, dabei nicht an entzündliche Vorgänge denkt, so ist, wie mir scheint, nicht einzusehen, warum ein Gewebe, welches, wie die Ader- und Lederhaut, durch Differenzierung des die Augenblase umgebenden Mesoderms entsteht, eo ipso Schrumpfungserscheinungen zeigen soll. Ein nicht geschlossener Fötalspalt ist doch nicht ohne weiteres einer Wunde gleichzustellen, welche per granulationem heilt.

Man hat nun angenommen, dass der Verschluss nur verzögert wurde und nach Beseitigung des Hindernisses dennoch zustande kam, oder dass eine nachträgliche Dehnung der in normaler Weise geschlossenen Spaltengegend durch den intraocularen Druck erfolgte. Durch beide Annahmen sollte die meist pathologische Beschaffenheit der Netzhaut im Colobomgebiete erklärt werden. Abgesehen davon, dass letztere sekundär sein kann, dass ferner im Falle Pause die eigentliche Retina im Colobome normal war, hat die Vorstellung von dem zu spät erfolgenden Schluss der Spalte eine Schwierigkeit: Besteht ein Hindernis für den Verschluss nur einige Zeit und in einiger Ausdehnung, so müssen die Ränder der Augenblase, sofern wir nicht einen Stillstand im Wachstume derselben annehmen wollen, sich an dem Hindernis nach außen oder innen umbiegen, und dann dürfte ein späteres Verwachsen Schwierigkeiten haben.

Wenn wir dagegen annehmen, dass ein Verschluss der Spalte stattgefunden hat, so ist schwer einzusehen, warum dieselbe durch den intraocularen Druck, über dessen Beschaffenheit zu dieser Zeit wir gar nichts wissen, wieder so gedehnt werden soll. Eine Steigerung des intraocularen Druckes aber dann anzunehmen, wenn es zur Erklärung eines sonst schwer

verständlichen Befundes von Nutzen ist, haben wir gar kein Recht, soviel dies auch von seiten zahlreicher Autoren geschieht[1]).

Für die Fälle, in welchen die Retina vorhanden ist, dagegen das Pigmentepithel fehlt, anzunehmen, dass das innere Blatt der Augenblase zum Verschluss gekommen ist, das äußere dagegen nicht, ist ebenfalls wenig befriedigend; man weiß nicht recht, wie man sich das Hindernis vorstellen soll, das eine solche Wirkung ausübte. Mag man diese Vorstellung für zulässig halten oder nicht, zu beweisen ist sie nicht. Aus einem abnormen Verhalten im Schlusse der Fötalspalte ist auch äußerst schwierig die Form solcher Colobome zu erklären wie im Falle Litten (16) (s. oben).

Es ist also für eine Reihe der abwärts gerichteten Colobome kaum möglich, sie aus einem fehlenden oder zu spät erfolgten Schlusse der Fötalspalte zu erklären. Dieser Umstand hat schon Haab dazu geführt, die erste Störung in die die Augenspalte umgebenden Kopfplatten zu verlegen. Eine mangelhafte Entwicklung derselben an umschriebener Stelle sehen auch neuerdings Raehlmann (116), Ginsberg (104) und Mannhardt (114, 125) als Ursache derjenigen Colobome an, bei welchen man aus der Anwesenheit der Retina eine erfolgte Vereinigung der Augenblasenränder erschließen müsse. Der Mangel des Pigments im Pigmentepithel sei aus dem Fehlen der Chorioidea zu erklären, da das Pigment sich erst im Anschlusse an die erste Gefäßentwicklung bilde. Das Fehlen des Epithels und nicht nur des Pigments in demselben ist dadurch aber auch nicht erklärt. Für die Annahme, dass die erste Störung in das Gewebe der Kopfplatten zu verlegen ist, kann noch die Thatsache geltend gemacht werden, dass die Chorioidea im Bereiche des Coloboms fast ausnahmslos fehlt und die inneren Sclerallagen meist verdünnt sind. Welcher Art die primäre Störung ist und warum sie gerade an der Stelle des Fötalspaltes eintritt, bleibt zunächst unentschieden. Dass die Differenzierung in Chorioidea und innere Sclera im Bereiche des unteren Meridians mechanisch, durch den Augendruck oder durch Senkung der Augenblase an dieser Stelle, wie Mannhardt will, verhindert werde, scheint mir eine recht schwierige Vorstellung.

Nimmt man aber ganz allgemein an, dass die erste Störung in das Gewebe der Kopfplatten zu verlegen ist, so kann es einfach von der Zeit des Eintritts dieser Störung abhängen, welche Folgen sie hat. Setzt sie ein, wenn der Fötalspalt noch offen ist, so kann sie in irgend einer Weise die Persistenz des Mesodermgewebes veranlassen und den unvollständigen

1) So lässt z. B. Caspar (327) den intraocularen Druck gesteigert werden durch eine Chorioretinitis vom ophthalmoskopischen Aussehen der Retinitis pigmentosa. Für solche Annahmen fehlen doch alle Analogien. Auch bei Bock spielt die Steigerung des intraocularen Druckes eine große Rolle.

Schluss der Spalte herbeiführen. Erfolgt sie nach Schluss der Spalte, so ist das Vorhandensein von Netzhaut im Colobome erklärt.

Wir gelangen so mit zahlreichen Autoren dazu, das Wesentlichste in dem Aderhautcolobome zu sehen, welches von einem Netzhautcolobome begleitet sein kann, aber nicht muss.

Einen für die Erklärung der Colobome neuen und wichtigen Gesichtspunkt brachte nun Deutschmann (3), welcher auf Grund des oben (§ 5) geschilderten Befundes die Ansicht aussprach, dass sicher in seinem Falle, höchst wahrscheinlich in allen eine entzündliche Störung in den von den Kopfplatten abstammenden Geweben die erste Ursache der Colobombildung sei, an die sich sekundär eine Störung im Schließungsprocesse der Fötalspalte anschließen könne, aber nicht müsse.

Es ist klar, dass durch diese Theorie, wenn sie zu beweisen wäre, auch die Colobome, in welchen die Netzhaut vorhanden ist, zu erklären wären, ja dass sie Anwendung finden könnte auf alle Colobome der Aderhaut, einerlei, in welcher Richtung sie sich vorfinden. Es ist deshalb auch sehr begreiflich, dass dieser Gedanke lebhaft begrüßt wurde und längere Zeit Zustimmung fand.

Wenn sich trotzdem jetzt wieder die große Mehrzahl der Autoren von der Entzündungstheorie, soweit dieselbe die Entstehung besonders der typischen Colobome erklären soll, abgewandt hat, so sind dafür im wesentlichen folgende Gründe maßgebend: Der Nachweis, dass die Entzündung die Ursache der Colobombildung war, ist nicht einmal für den Deutschmann'schen Fall mit Sicherheit erbracht. Die Annahme Deutschmann's, dass das von einer Sclerochorioiditis gelieferte Exsudat die eben zur Vereinigung gelangten Ränder der Augenspalte wieder sprengte und zurückschlug, hat mit der großen Schwierigkeit zu kämpfen, dass zu der Zeit, wo sich die Netzhautspalte normaler Weise schließt, das umgebende Mesoderm noch gar nicht in Ader- und Lederhaut differenziert ist, dass also ein zu dieser Zeit einsetzender Entzündungsprocess an so umschriebener Stelle schwerlich zu einem anatomischen Bilde führen könnte, das von dem einer extrauterin entstandenen Sclerochorioiditis nicht wesentlich verschieden ist. Die Annahme, dass in denjenigen Fällen, wo sich ausgesprochene entzündliche Veränderungen im Gebiete eines Coloboms finden, dieselben sekundärer Natur sind, wie es von Bock u. a. als wahrscheinlich hingestellt wurde, ist zur Zeit nicht zu widerlegen[1]. Sie gewinnt sogar an Wahrscheinlichkeit, wenn sich chorioretinitische Veränderungen noch in anderen Teilen des Hintergrundes vorfinden, wie es mehrfach der Fall war. Mit ihr steht

1) Ich muss das auch nachträglich zugeben in bezug auf den von mir mitgeteilten Fall Über Anophth. congen., v. Graefe's Arch. XLVII, 1. S. 237).

auch im Einklang, dass die colobomatösen Augen im extrauterinen Leben zu schleichenden, inneren Entzündungen neigen. Die Ansicht Deutschmann's, dass in allen damals untersuchten Fällen von Colobom genügende Zeichen eines abgelaufenen Entzündungsprocesses vorhanden waren, kann ich nicht teilen, da die Deutung der gefundenen Veränderungen vielfach unsicher ist und außerdem Fälle vorliegen, in welchen absolut keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme bestanden.

Dass ferner eine Entzündung zu der Zeit, wo die Fötalspalte noch nicht oder eben erst geschlossen ist, sich gerade auf die Gegend derselben, dazu oft doppelseitig beschränken soll, ist zum mindesten eine sehr schwierige Vorstellung.

Endlich ist als weiterer Grund gegen die Annahme Deutschmamn's auf das relativ häufige Vorkommen von Colobomen in derselben oder mehreren Generationen einer Familie hingewiesen, sowie auf gleichzeitige sonstige Missbildungen am Körper, welche zur Zeit von den pathologischen Anatomen nicht als entzündliche angesehen werden: Gaumenspalte, Hasenscharte, Prominenz der betreffenden Gesichtshälfte, geringe Entwicklung der beiden vorderen Processus clinoidei des Keilbeins und der Lehne des Türkensattels, Verbildung des Zwischenhirns, Mangel der Riechnerven, Verschmelzung der beiden Hälften der Vorderhirnlappen, Bildungsfehler am Herzen, Zwerchfellshernie, mangelhafter Descensus testiculorum, Missbildungen am Vorderarm, an der Hand, an den Fingern und Zehen, Atresia ani, Mikrocephalie (Bock). Natürlich sind das nur indirekte Beweise gegen die Annahme der entzündlichen Entstehung der Colobome. Wir können also bei der Erklärung der Colobombildung der Entzündungstheorie, soweit dieselbe annimmt, dass gerade an der Stelle des Fötalspaltes sich umschriebene Entzündungsprocesse abspielen, keine Wahrscheinlichkeit beimessen. Dies erkennt auch Leber (12) an, welcher sonst mit Entschiedenheit den Standpunkt vertritt, dass die »Missbildungen« Produkte fötaler Erkrankungen sind. Er weist deshalb auf einen anderen Weg hin, der zum Verständnis führen könnte: Entzündliche Erkrankungen, welche die ganze Augenanlage treffen, könnten spurlos zurückgehen, wie es auch im postfötalen Leben vorkommt. Es wird von dem Entwicklungszustande des Auges, das von der Erkrankung betroffen wird, abhängen, ob wir gewisse bleibende Anomalien als Folgezustand erhalten. »Wenn die Fötalspalte sich nicht schließt und kein Exsudat gefunden wird, welches den Schluss verhindert, so kann dies daran liegen, dass der Krankheitsprocess das Wachstum der ganzen Anlage des Auges beeinträchtigt hat, sodass die Ränder nicht bis zur Berührung einander entgegenwuchsen.«

Fassen wir noch einmal zusammen, was sich auf Grund der Thatsachen über die Entstehung der typischen Aderhaut-Netzhaut-

Colobome aussagen lässt, so lautet das allerdings nicht sehr befriedigende Ergebnis:

Bei einem Teile derselben lässt sich nachweisen, dass der vollständige Verschluss des Fötalspaltes behindert wurde. Bei einem anderen Teile fehlt dieser Nachweis, oder es ist sogar sicher, dass sich die Spalte schloss, wie aus der ununterbrochenen Continuität der Netzhaut im Colobom hervorgeht. Die Annahme eines verzögerten Verschlusses zur Erklärung der Colobome ist schwierig und unbewiesen. Eine primäre Störung im Gewebe der die Augenblase umgebenden Kopfplatten, besonders an der Stelle des Fötalspaltes, könnte die Entstehung aller typischen Colobome, einerlei, ob der Fötalspalt geschlossen ist oder nicht, erklären. Irgend eine wirklich befriedigende Vorstellung über die Art dieser Störung haben wir noch nicht, da die Annahme einer umschriebenen Entzündung an der Stelle des Fötalspaltes unbewiesen und unwahrscheinlich ist. Eine Allgemeinerkrankung könnte durch Behinderung des Wachstums des ganzen Bulbus den Schluss des Fötalspaltes beeinträchtigen.

Nehmen wir nun an, dass eine analoge Störung im Gewebe der Kopfplatten sich in der Gegend der Macula oder an anderer Stelle geltend macht, so könnten wir auch die Colobome der Macula und die seltenen, an ganz atypischer Stelle gelegenen erklären. Die Existenz derselben als nicht genügend anatomisch begründet anzusehen, wie Bach will, halte ich für unzulässig, da wir ja einige anatomische Befunde besitzen und es außerdem gar keinen charakteristischen, anatomischen Befund für Colobome giebt. Es ist sehr wohl möglich, dass es unter den sog. Maculacolobomen genetisch ganz verschiedene Dinge giebt, dass vielleicht manche gar nicht angeboren, manche das Produkt lokaler Entzündung sind; indessen fehlt uns zur Verallgemeinerung dieser Annahme bisher die Berechtigung. Dass wir sie zur Zeit nicht mit dem Fötalspalt in Verbindung bringen dürfen, wurde schon ausgeführt. Ebenso haben wir bei einer Erklärung derselben abzusehen von dem Funiculus sclerae (Hannover, Rotholz, 26), dessen Existenz schon von Schwalbe (60) auf Grund eingehender Untersuchungen bestritten wurde. Auch Birnbacher's (51) und meine eigenen Untersuchungen sprechen durchaus gegen das Vorhandensein desselben. Nur für eine kleinere Zahl der Fälle erscheint mir die von Naumoff (80) aufgestellte und von mir mit Reserve angenommene Ansicht zulässig, dass größere, unter der Geburt entstandene Blutungen, wie in dem von mir abgebildeten Falle, das Krankheitsbild erklären können, nicht aber für jene Fälle, wo wir umschriebene, tiefere Ektasien vor uns haben. Die Bemerkung von Lindsay Johnson (74), dass eine Niveaudifferenz von 3 D. allein durch die Atrophie von Netz- und Aderhaut zu erklären sei und keine Ektasie beweise, halte ich für unrichtig;

man müsste sonst eine ebenso große, deutliche Niveaudifferenz bei allen Maculacolobomen sowie atrophischen, chorioiditischen Herden nachweisen können, was nicht der Fall ist.

Die Vermutung von BACH (119), dass zu einer Zeit, wo die Linse das ganze Innere der Augenblase ausfüllt, eine ungleich entwickelte Gefäßkapsel eine Druckwirkung auf die Netzhaut ausübt, ist, ebenso wie die von BOCK, »dass an der Berührungsstelle eines Glaskörpergefäßes mit der Wand des Augapfels die Schichten desselben zu keiner regelmäßigen Entwicklung kommen können«, unbewiesen und unwahrscheinlich.[1]) Eine Erklärung der atypischen Colobome ist darauf nicht zu bauen.

DEYL (113) nimmt auf Grund seiner anatomischen Untersuchung die chorioidealen Teleangiektasien, in deren Umgebung die Aderhaut weniger entwickelt und die Sclera und Netzhaut im Wachstum behindert würden, als Ursache des Maculacoloboms an. Wenn dieses Angiom später verschwände, so bliebe an seiner Stelle die verdünnte Sclera und Retina zurück. Es ist also im wesentlichen die gleiche Vorstellung, zu der LINDSAY JOHNSON (74) bei seinen »extrapapillären« Colobomen gelangte. Eine allgemeine Gültigkeit kann dieselbe vorläufig nicht beanspruchen.

Hat nun die anatomische Untersuchung gezeigt, dass ein Teil der sog. Sehnervencolobome thatsächlich umschriebene ektatische Netzhaut-Aderhautcolobome darstellt, so wird die Erklärung derselben mit der für die letzteren gegebenen zusammenfallen. Für diejenigen Anomalien des Sehnerven selber, welche in einem Substanzverlust an der unteren Seite desselben bestehen, wobei die Centralgefäße im Nerven fehlen, ist die wahrscheinlichste Erklärung, dass der Verschluss der Sehnervenrinne ausgeblieben ist. Fehlen die Centralgefäße in einem sonst normalen oder nur mit einem Mangel der Lamina cribrosa behafteten Sehnerven, so beweist dies nur, dass Anomalien zur Zeit des Spaltenschlusses bestanden, nicht aber etwa, dass derselbe ausgeblieben ist. Vielmehr muss daraus gefolgert werden, dass die Sehnervenrinne sich einstülpen und schließen kann, ohne dass die Centralgefäße eindringen, gerade so, wie sich eine sekundäre Augenblase bilden kann, ohne dass die Einstülpung einer Linse erfolgt. Aus einer abnormen Verzweigung der aus dem Sehnerven kommenden Centralgefäße kann man keine Folgerungen auf stattgehabte Anomalien beim Schluss der

---

1) HESS hat niemals, wie BOCK irrtümlich angiebt, die Colobome der Macula durch Persistenz von Strängen zu erklären versucht, die sich an die Innenwand des Auges ansetzen und den Defekt verursachen, der nach Schwund des Stranges sichtbar wird; einer solchen Annahme liegen unrichtige entwicklungsgeschichtliche Vorstellungen zu Grunde. Ich würde dies hier nicht anführen, wenn nicht diese angebliche HESS'sche Ansicht bereits in die Arbeit von GÖRLITZ (111) übergegangen wäre und so die beste Aussicht hätte, als die Ansicht eines auf dem Gebiete der Missbildungen besonders erfahrenen Autors in der Litteratur weitergeführt zu werden.

Augenspalte ziehen, weil die Ausbildung der definitiven Retinalgefäße ein viel späterer Vorgang ist. Die in der Papille selbst gelegenen Gruben können durch mangelhafte Ausfüllung der nach Schluss der Spaltenränder entstandenen Röhre erklärt werden. Da diese Ausfüllung durch Hineinwachsen der Nervenfasern und Wucherung der Zellen des Augenblasenstieles erfolgt, so müsste einer dieser Vorgänge oder beide ausbleiben. Man darf aber wohl auch daran denken, dass die tiefe Grube sekundär entsteht durch Ausbuchtung eines aus irgend einem Grunde weniger widerstandsfähigen Gewebes.

Sofern ein Colobom des Ciliarkörpers eine wirkliche Spaltbildung des retinalen Anteils darstellt, ist dasselbe bisher nur nach unten gerichtet gefunden worden und kann wohl auch nur in der Richtung des Fötalspaltes vorkommen. Ausbleibender Verschluss der Spalte, bedingt durch abnormes Persistieren des Mesodermfortsatzes, der als hervorragender Höcker oft anatomisch nachweisbar ist, bildet die Ursache. Besteht die Anomalie des Ciliarkörpers nur in einer ungleichmäßigen Größe und Verziehung der Ciliarfortsätze nach hinten, so hat man besonders letzteren Befund durch sekundäre Ektasie im Bereiche des Chorioidealcoloboms sowie durch narbige Schrumpfung zu erklären gesucht. Die Erklärung ist nicht voll befriedigend, weil der gleiche Befund auch ohne Ektasie vorkommen kann (Pause, 20).

Eine umschriebene, mangelhafte Entwicklung der Ciliarfortsätze ohne Spaltbildung ist als rudimentäres Colobom auch in atypischer Richtung beschrieben worden. Seine Erklärung fällt zusammen mit der der atypischen Iriscolobome (siehe unten).

Seitdem man weiß, dass die Iris normaler Weise keinen Spalt hat und dass sie aus zwei Blättern, erstens einer Fortsetzung des vorderen Augenblasenrandes (Pigmentschicht), andererseits aus einem mesodermalen Anteil (Stroma) besteht, wurde das typische Iriscolobom zunächst in folgender Weise erklärt. Wenn der Fötalspalt sich nicht schließt, so kann an der betreffenden Stelle der Augenblasenrand nicht vorwachsen; da hier auch keine Chorioidea differenziert ist, kann der bindegewebige Anteil der Iris nicht aus der Aderhaut hervorsprossen. Diese Vorstellung ist schon nicht ganz leicht durchzuführen angesichts der Thatsache, dass es Iriscolobome ohne solche der Aderhaut und umgekehrt giebt. Die zur Erklärung der isolierten Iriscolobome gemachte Annahme, dass der Netzhautspalt zur Zeit des Hervorsprossens der Iris noch offen ist, sich aber später dennoch schließt und nur in seinem vordersten Abschnitte offen bleibt, ist äußerst unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass die Iris zu den späteren Bildungen gehört. Besser verständlich erscheint der Erklärungsversuch für das isolierte Aderhautcolobom, welcher annimmt, dass das Hindernis für den Spaltenschluss nur im hinteren Teile der Spalte wirksam war.

Beiden Annahmen liegt die Vorstellung zu Grunde, dass die Iris aus der Aderhaut hervorwachse, was für den bindegewebigen Anteil nicht zuzutreffen scheint, während der Augenblasenrand natürlich an der Stelle, wo die Spalte ungeschlossen ist, nicht vorwachsen kann. Wir müssen uns aber auch hier daran erinnern, dass trotz vorhandenen Iriscoloboms der Schluss des Fötalspaltes gar nicht zu fehlen braucht (Vorhandensein der Netzhaut im ganzen Colobom, siehe oben). Wir brauchen über das Verhältnis der beiden Blätter bei der Entwicklung der Iris sowie über die Beziehung der Iris zur Pupillarmembran noch genauere Untersuchungen. So widersprechen sich die Angaben, ob der Augenblasenrand dem ringförmig vorwachsenden Mesoderm folgt oder umgekehrt.

Nach einer neueren Darstellung von Jeannulatos (107) kann man sich vorstellen, dass an der Stelle, wo der Augenblasenrand bei fehlendem Schlusse der Spalte nicht vordringt, die von jenem sog. Lamina iridopupillaris den Charakter der Pupillarmembran behält und resorbiert wird. Wir hätten dann ein Iriscolobom auf der Grundlage eines ausgebliebenen Verschlusses der Fötalspalte. Ob der Vorgang in dieser Weise stattfindet, bleibt natürlich dahingestellt; jedenfalls haben wir noch kein Recht, mit Ginsberg die Vorstellung, dass das Iriscolobom etwas mit der Fötalspalte zu thun habe, als »ganz sicher falsch« zu bezeichnen, »da die Iris nicht aus der Aderhaut hervorwachse«. Die Ansicht von Mannhardt (114, 125), dass das Iriscolobom meistens gar nicht ein wirklicher Defekt, sondern nur eine Verziehung der Membran sei, bedingt durch cystoide Veränderungen in der Sclera, mag für manche Fälle zutreffen, alle Iriscolobome können aber so nicht erklärt werden. Dies giebt M. auch selber zu. Das ziemlich häufige Vorkommen der atypischen Iriscolobome hat eine Anzahl von Autoren veranlasst, nach einer einheitlichen Erklärung aller Iriscolobome zu suchen, andere dagegen bestimmt, für die Entstehung der typischen und atypischen prinzipiell ganz verschiedene Ursachen anzunehmen. Zu den letzteren gehört Manz (66), welcher auf Grund eines anatomisch untersuchten Falles von atypischem Colobom, in welchem die Iris noch an mehreren Stellen Auseinanderweichen ihrer Radiärfasern, und die Chorioidea eine auffallende Dünnheit der äußeren Schicht zeigte, die Meinung aussprach, »es sei leicht verständlich, dass aus einer atrophischen Chorioidea nur eine kümmerliche und durchlöcherte Iris hervorwachse«. Diese Annahme bringt uns bei der Erklärung der atypischen Colobome, wie mir scheint, nicht weiter; denn abgesehen davon, dass die Iris nicht in dieser Weise aus der Chorioidea hervorsprosst, könnten dadurch niemals Colobome der Pigmentschicht, sondern nur solche des Stromas erklärt werden. Die Erklärungsversuche, welche von anderen Autoren für das atypische Colobom gemacht sind, könnten, wenn sie zutreffen, auch für das typische Anwendung finden. Sie beziehen sich auf Anomalien der Pupillarmembran und der gefäßhaltigen Linsenkapsel.

Die Gefäße des Linsenkapselsackes stammen bekanntlich aus zwei verschiedenen Quellen: die der Hinterfläche von der A. hyaloidea, die der vorderen von dem Circ. art. iridis maior. Der gemeinsame venöse Abfluss dieser beiden sowie der Vasa hyaloidea propria geht von der Gegend des Linsenäquators vor dem Rande der sekundären Augenblase in die Venen der Chorioidea. Beim Vorwachsen des Augenblasenrandes wird der vordere Teil des Kapselsackes verschoben, die venöse Verbindung des Kapselsackes mit der Chorioidea erfolgt später durch die um den Pupillarrand umbiegenden und in die Iris übergehenden Gefäße. Sie muss natürlich so lange bestehen wie die Gefäßkapsel selber, d. h. bis gegen Ende des Fötallebens.

Das Mesoderm gelangt ins Innere der Augenblase nur durch den Fötalspalt; mit der Linse wird kein Mesoderm eingestülpt (Cirincione, 110). Das hinter der Linse befindliche Mesoderm wuchert weiter nach vorn und tritt zwischen Linse und Augenblasenrand mit den vor letzterem befindlichen Teilen der Kopfplatten in Verbindung. In diesem Mesoderm liegen die Gefäße der Linsenkapsel.

Während nun das Fortbestehen der Gefäßverbindung zwischen Gefäßkapsel der Linse und Chorioidea niemals die Entwicklung der Iris stören und so zu Colobombildung führen kann, weil es eben ein normaler Vorgang ist, sind zwei andere Möglichkeiten denkbar, welche das Auswachsen der Iris, speziell des Augenblasenrandes, verhindern und so je nach der Ausdehnung des Hindernisses zu verschieden großen Defekten an beliebiger Stelle Veranlassung geben können: 1. Verwachsung der gefäßhaltigen Linsenkapsel mit der Linsenoberfläche (Plange, 78, Seggel, 97); 2. atypische Entwicklung des die Verbindung des Innenraumes der Augenblase mit den umgebenden Kopfplatten vermittelnden Mesoderms in Gestalt von festeren Strängen, welche Gefäße enthalten, die der Gefäßkapsel der Linse resp. ihren venösen Abflüssen angehören.

Ob die erste Möglichkeit thatsächlich in Betracht kommt, kann man nicht mit Sicherheit behaupten; die Auflagerungen auf der vorderen Linsenkapsel werden zur Stütze dieser Annahme angeführt. Das Vorkommen derselben hat aber keine erhebliche Beweiskraft, da nach Schubert (81) Pigmentpünktchen auf der vorderen Linsenkapsel, allerdings sehr feine, in 33 % der daraufhin untersuchten Fälle gefunden wurden. Eine Verwachsung könnte man sich zustande gekommen denken durch eine intrauterine Entzündung; bewiesen ist dieser Modus der Entstehung nicht.

Die zweite Möglichkeit ist dagegen gut anatomisch begründet. Das klassischste Beispiel dafür ist der Fall von Hess (62), wo der Strang, welcher die Entwicklung der Iris an umschriebener Stelle verhinderte, noch im entwickelten Auge nachweisbar war. Bildet sich nun ein solcher Strang noch später zurück, so wird nur das Produkt der Hemmung, das Colobom, sichtbar bleiben. Auch eine mangelhafte Entwicklung der Ciliarfortsätze an umschriebener Stelle ist durch eine solche Ursache leicht zu erklären.

Die Hess'schen Befunde werden durch ähnliche von Bach (119) gestützt, dessen Vorstellung von der Entstehung eines Iriscoloboms im Prinzip mit der vorhin im Anschluss an Hess angeführten identisch ist.[1])

Unverständlich ist mir die Theorie von Rumschewitsch (84). Wenn die beiden Blätter der Iris, die zuerst am Pupillarrand sich vereinigen (s. oben), an irgend einer Stelle nicht zur Verwachsung kommen, so sollen hier durch Rareficierung des Gewebes Defekte entstehen können. Warum letzteres, vermag ich ebensowenig zu verstehen wie die Ursache der fehlenden Verwachsung. Außerdem ist die genannte Vorstellung von der Vereinigung beider Blätter nicht allgemein anerkannt.

Endlich hat man auch an einen entzündlichen Ursprung der Iriscolobome, besonders der atypischen, gedacht. Eine gewisse Stütze könnte man in der Thatsache erblicken, dass öfters an dem Teile der Iris, welcher den Defekt trug, auffallende Verwaschenheit, Fehlen der regelmäßigen Zeichnung, atrophische Beschaffenheit gefunden wurde. Immerhin ist es schwer, sich das Zustandekommen eines Coloboms von ganz regelmäßiger Form durch Entzündung vorzustellen.

Mannigfach wie die Formen des Linsencoloboms sind die Erklärungsversuche. Auch hier herrscht Meinungsverschiedenheit, ob ein zwingender Grund zur prinzipiellen Scheidung der typischen und atypischen vorliegt. Zunächst ist es durchaus unsicher, ob alles, was als Linsencolobom beschrieben ist, einen angeborenen Bildungsmangel der Linse darstellt. Es kann auch an der Stelle des Defektes früher Linsensubstanz vorhanden gewesen und nach Zerfall resorbiert sein. Für letztere Annahme, die Bach verallgemeinern möchte, lässt sich die über manchen Colobomen gefundene Abhebung der Linsenkapsel anführen; indessen kann letztere auch auf Zonulazug beruhen; ferner spricht dafür der Befund umschriebener, von Zerfallsmassen ausgefüllter, äquatorial gelegener Räume in Fig. 7 von Bach (119); man kann sich wenigstens vorstellen, dass nach Resorption der Massen ein Bild vom Aussehen des Linsencoloboms entstehen könnte;[2]) allerdings ist zu bemerken, dass die betreffenden Stellen hinter dem Äquator gelegen sind, während doch die Colobome Defekte des Randes sind. Eine Verallgemeinerung jener Annahme ist indessen nicht nur unbewiesen, sondern auch sehr unwahrscheinlich; nehmen wir die großen Defekte im Falle Schiess (52) bei normaler Zonula: hier müssten wir doch ausgedehnte Kapselabhebung bekommen. Ebensowenig kann als hinreichend

1) Es ist besonders zu betonen, dass zur Bildung festerer, gefäßhaltiger Stränge, nicht wie Bach will, eine verspätete Lösung des Zusammenhanges der Gefäßkapsel mit dem umgebenden Mesoderm angenommen werden muss. Eine solche besteht normaler Weise, solange die Gefäßkapsel überhaupt vorhanden ist.

2) Die Fig. 15, 20 u. 21 von Bach dürfen hier meiner Meinung nach nicht, wie der Autor will, herangezogen werden; es handelt sich um Linsen mit ausgedehnter Perforation der Kapsel und hochgradiger Veränderung der Struktur.

sichergestellt die Auffassung ROGMAN's 109) anerkannt werden, dass es sich nur um eine Verschiebung von Linsensubstanz handelt derart, dass die Linse an der Stelle des Coloboms in sagittaler Richtung um soviel zugenommen, als sie in äquatorialer an Substanz verloren hat. Dieselbe Auffassung lässt KAEMPFFER (124) für diejenigen Fälle gelten, welche er durch Insufficienz der Zonula erklärt; er bezeichnet sie deshalb als Pseudocolobome.

Die älteste Erklärung (BECKER, 32) sah in dem mangelnden Zuge der Zonula bei umschriebenem Fehlen oder mangelhafter Spannung derselben den Grund der Einbuchtung des Linsenrandes. Wenn auch eine leichte Einbuchtung des Randes durch Zonuladefekte direkt beobachtet worden ist, so sind dadurch größere Defekte mit flachem Rand schwer, tiefere Einkerbungen des letzteren gar nicht erklärbar.[1]. Außerdem können solche »Colobome« zu jeder beliebigen Zeit traumatisch entstehen, bedürfen zu ihrer Erklärung also nicht des Zurückgreifens auf entwicklungsgeschichtliche Verhältnisse. Ob da, wo sich das Colobom mit Ektopie verbindet, die letztere die Ursache, ersteres die Folge ist, steht dahin.

Die Ansicht HEYL's (17), dass durch ungenügende Ausbildung bestimmter Äste der fötalen Linsenkapsel gewisse Teile der Linse ungenügend ernährt würden und sich deshalb mangelhaft entwickelten, ist durch Thatsachen nicht gestützt.

Die entgegengesetzte Ansicht, dass zu langes Persistieren einzelner Äste der gefäßhaltigen Linsenkapsel durch Druck mechanisch das Wachstum der Linse behindern könne, hat zuerst HESS bei Gelegenheit eines von E. MEYER (88) mitgeteilten Falles doppelter Einkerbung des Linsenrandes geäußert. Da die Gefäßkapsel normaler Weise bis in die letzten Monate des Fötallebens persistiert, so können bei der Größe, welche die Linse zu dieser Zeit schon besitzt, tiefere Einkerbungen des Randes nur dann entstehen, wenn die Gefäße an der betreffenden Stelle in derberen Strängen verlaufen, die schon in früheren Stadien das Wachstum der Linse zu behindern vermögen.

In dieser Weise kann die interessante Beobachtung von BAAS (94) gedeutet werden. Weit schwieriger in der Deutung scheint mir der als Beleg vielfach citierte Fall von VOSSIUS (93) (s. oben). Der Autor deutet das bluthaltige Gefäß als eine persistierende Arteria hyaloidea propria. Ist diese Auffassung richtig, so kann das Heraustreten aus einem Ciliarfortsatz natürlich nur ein scheinbares sein, da ein solches Gefäß in nasaler Richtung niemals die Wand der Augenblase durchbohren könnte. Wir müssten annehmen, dass dasselbe an der nasalen Bulbuswand in den äußeren Teilen des Glaskörpers nach hinten verlief und

[1] KAEMPFFER hat zu erklären gesucht, wie aus Einkerbungen des Linsenrandes bei Insufficienz der äquatorial inserierenden Zonulafasern flachere Defekte (Bogen, Segment, Sichel) entstehen könnten. Hierbei ist nur zu betonen, dass das Vorkommen einer Insufficienz der äquatorialen, bei normalem Verhalten der vorn und hinten inserierenden Zonulafasern, bisher nicht nachgewiesen ist.

mit der Centralarterie resp. einem Fortsatze derselben nach dem Glaskörper hin im Zusammenhange stand. Wo sollte sonst die Blutfüllung herkommen? Nur die Trübung der Linse hätte die direkte ophthalmoskopische Beobachtung dieses Verlaufes hindern können. Außerdem erreichen die Vasa hyal. propria nicht mit ihren peripheren Verästelungen die Gegend des hinteren Linsenpols. Beide Schwierigkeiten finde ich nirgends betont. Man muss daher sehr wohl an die Möglichkeit denken, dass die Membran, in welcher das Gefäß verläuft, und dieses selber Produkte pathologischer Neubildung sind; dann hätte ein Heraustreten des Gefäßes aus einem Ciliarfortsatze auch nichts Befremdendes.

Es ist klar, dass durch die etwas modifizierte Hess'sche Ansicht Einkerbungen des Linsenrandes in jeder Richtung erklärt werden könnten, weit schwerer die großen Defekte mit nahezu geradlinigem Rande, die aber vielleicht durch Zonulazug aus Einkerbungen hervorgehen (Kaempffer).

Das abwärts gerichtete Linsencolobom findet sich verhältnismäßig oft mit Colobomen des Uvealtractus vereinigt, es ist daher auch wahrscheinlich, dass gemeinsame Ursachen zu Grunde liegen. Wenn Bock seine Entstehung mit einem mangelhaften Schluss der Fötalspalte durch Persistieren des eingedrungenen Mesodermzapfens erklärt, der der Entwicklung der Linse ein direktes Hindernis in den Weg setzt, und speziell die Fälle von Hänel (55) und Hess (62) heranzieht, so ist diese Art der Entstehung doch nur ein spezieller Fall der von Hess angenommenen: Das in der Augenblase befindliche Mesoderm steht überall um den Linsenrand herum mit dem Kopfplattengewebe in direkter Verbindung, nach unten durch den Fötalspalt, also in erheblich größerer Ausdehnung und weiter nach hinten als in den anderen Richtungen. Ein durch den Fötalspalt eindringender Mesodermzapfen, der ein Linsencolobom verursacht, wird also eine etwa vertikale Richtung haben, während die in anderer Richtung gelegenen schräg verlaufen müssen.

Die Bach'sche Hypothese, deren wesentliche Abweichung darin liegt, dass er annimmt, eine von vornherein abnorm große Linse verhindere mechanisch das Einwachsen des Mesoderms, wobei der Druck des wachsenden Mesoderms zu einer umschriebenen Zerstörung von Linsensubstanz führe, welch letztere dann später resorbiert werde, stützt sich, was die thatsächlichen Befunde betrifft, im wesentlichen darauf, dass er in den beiden Augen eines Kaninchenfötus abnorm große Linsen fand, die an umschriebenen Stellen Zerfallserscheinungen zeigten. Ein wirkliches Linsencolobom bestand nicht; mir erscheint seine Theorie deshalb nicht ausreichend begründet.

§ 13. Angeborener Irismangel. (Irideremia, Aniridia congenita.) Wenn wir nach klinischen Gesichtspunkten zwischen vollständigem und unvollständigem Irismangel unterscheiden, so ist die erstgenannte Anomalie die bei weitem häufigere und betrifft in der Regel beide Augen. Ist bei der unvollständigen Aniridie das stehengebliebene Stück von etwas erheblicherer Breite, so stellen solche Fälle den Übergang

zu den Colobomen dar. So kann sich totale Irideremie des einen Auges und sehr großes Colobom des anderen gleichzeitig vorfinden (Rindfleisch, 89, ähnlich Foster, 138).

Fälle unvollständiger Irideremie wurden berichtet von Czapodi (128), Francke (132), Tokkus (131), Vossius (127). Einseitige Irideremie wird beschrieben von Brunhuber (126) (bei Buphthalmus) und Tokkus.

Der vollständige Irismangel verleiht dem Auge immer ein befremdendes Aussehen, welches allerdings noch durch die Bemühungen des Patienten, sich gegen das Licht zu schützen, sowie durch zahlreiche Komplikationen erhöht wird. Die abnorm große Pupille erscheint dunkel, bei genauer Betrachtung ist das Pupillargebiet aber eher weniger schwarz als normal, sondern auch bei ganz klarer Linse eher etwas graulich. Spontanes Augenleuchten ist dabei schon in der vorophthalmoskopischen Zeit beobachtet worden. Sehr häufig kommt Nystagmus, weniger oft Strabismus als Komplikation vor.

Die Hornhaut zeigt Anomalien in bezug auf Form und Durchsichtigkeit, öfters wird eine horizontal-ovale Form, eine Verbreiterung des undurchsichtigen Randes (Embryotoxon) beschrieben; ferner sah man mehrfach Hornhauttrübungen, wobei aber oft sehr schwer zu entscheiden ist, ob es sich um angeborene oder erworbene handelte. Eine kleine Einsenkung der Hornhautoberfläche beiderseits symmetrisch im inneren Quadranten nahe dem Hornhautrande beschreibt Rindfleisch. Die vordere Kammer ist meist von normaler Tiefe, manchmal wurde sie auffallend tief, sehr selten besonders flach bezw. aufgehoben gefunden.

Die allerhäufigsten Komplikationen zeigt die Linse. Die vorkommenden Trübungen sind teils angeboren teils erworben. Zu den ersteren gehören die überaus häufigen vorderen und hinteren Polarkatarakte, seltener Trübungsstreifen in der hinteren Corticalis und Schichtstar. Sehr oft ist es durch direkte Beobachtung festgestellt worden, dass partielle Trübungen sich in verhältnismäßig jugendlichem Alter in totale verwandelten oder dass klare Linsen sich trübten. Operationen solcher Stare waren verhältnismäßig oft von lange dauernden, erheblichen Reizerscheinungen oder sogar schweren, schleichenden Entzündungen gefolgt. Luxation der Linse meistens nach oben ist eine bei der Irideremie häufige Komplikation, wobei es dahingestellt bleibt, ob dieselbe nicht in vielen Fällen erst im späteren Leben eintritt. So wurde z. B. von Hirschberg (130) mit Sicherheit festgestellt, dass sich Trübung und Luxation der Linse erst während einer mehrjährigen Beobachtungsdauer entwickelten.

In den allermeisten Fällen waren die Ciliarfortsätze nicht zu sehen, woraus man wohl auf eine mangelhafte Entwicklung derselben schließen muss. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass eine solche Beschaffen-

heit derselben die Entstehung von Defekten der Zonula begünstigt. Von angeborenen Komplikationen sind noch Persistenz der Art. hyaloidea, Ptosis und Mikrophthalmus anzuführen, sämtliche in vereinzelten Fällen beobachtet.

Glaskörpertrübungen, atrophische chorioiditische Herde, Netzhautablösung wurde mehrmals beobachtet. Eine jetzt schon ziemlich häufig gesehene sekundäre Komplikation ist ferner das Glaucom. 2 Fälle (Brunhuber, 126, Cabannes, 137) betreffen Hydrophthalmus, in einem Falle von Treacher Collins (135) bestand bei dem 34jährigen Manne Glauc. simplex, in den übrigen Fällen, die ich gefunden, war die Linse gleichzeitig luxiert, sodass man vielleicht von Sekundärglaucom dabei sprechen darf.

Man sieht aus dem Gesagten, dass die mit Irideremie behafteten Augen zweifellos auffallend häufig von schweren inneren Augenleiden befallen werden.

Sehstörungen. Eine starke Lichtscheu belästigt viele der Kranken sehr, was ohne weiteres durch die übermäßige Menge und unregelmäßige Brechung des Lichtes verständlich wird. Es könnte eher auffallen, dass bei manchen dieser Patienten jenes Symptom vollständig fehlt. Wie weit der Irismangel als solcher das Sehvermögen beeinflusst, ist aus den mitgeteilten Krankengeschichten nur sehr unvollkommen zu entnehmen, weil bei sehr vielen zur Zeit der Untersuchung Komplikationen bestanden. Die Angabe »hat von klein auf schlecht gesehen, später noch weitere Verschlimmerung« kehrt sehr oft wieder. Die regelmäßig vorhandene Herabsetzung der Sehschärfe scheint nicht nur auf den sonstigen Komplikationen zu beruhen. Das beste Sehvermögen hatte Fall 8 von Tokkus: trotz vorderer und hinterer Polarkatarakt $S = \frac{1}{3}$ bezw. $\frac{1}{2}$. Die Accommodation scheint durch die Anomalie in keiner Weise beeinträchtigt zu sein, wenigstens wird mehrmals hervorgehoben, dass dieselbe auch in solchen Fällen normal war, wo von den Ciliarfortsätzen mit dem Augenspiegel nichts zu sehen war.

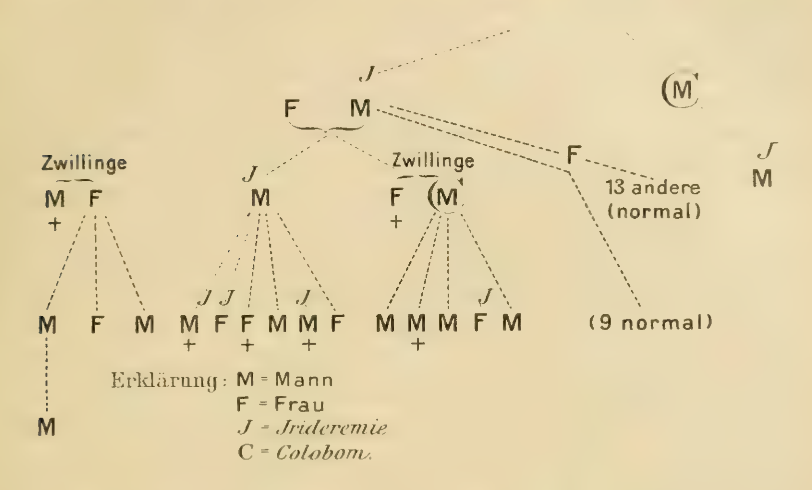
Sehr auffallend ist bei unserer Anomalie der Einfluss der Heredität. Bei keinem anderen der angeborenen Fehler des Auges tritt das Befallensein mehrerer Generationen einer Familie so stark hervor wie bei der Irideremie. Als klassisches Beispiel gebe ich die von de Beck (136) mitgeteilte Familientafel (s. nächste Seite).

Die anatomischen Befunde sind spärlich: Aus den Mitteilungen v. Ammon's lässt sich nur so viel entnehmen, dass in einem Falle von Radius bei klinisch vollständigem Irismangel anatomisch ein schmaler Saum der Membran vorhanden war; in 2 Fällen fehlte makroskopisch die Iris ganz, in 2 anderen bestand partieller Irismangel.

Genauere Untersuchungen stammen von H. Pagenstecher (I, S. 87), de Benedetti (129), Lembeck (133), Rindfleisch (134), Treacher Collins (135).

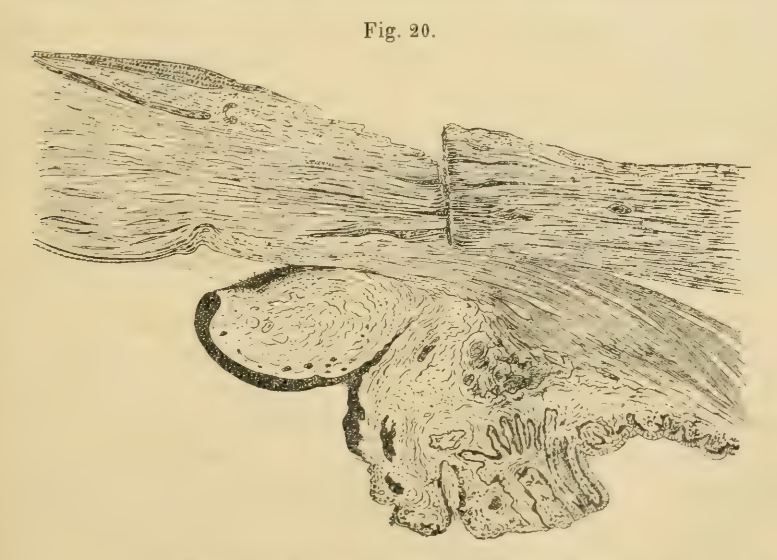
Als erste wichtige Thatsache ergiebt sich aus diesen Arbeiten, dass

in keinem histologisch untersuchten Falle die Iris fehlte, sondern als kurzer Stumpf vorhanden war. Derselbe war entweder



mit der Hornhauthinterfläche fest verwachsen oder er ragte, wie bei Rindfleisch, frei in die vordere Kammer. Hier entsprach dem Stumpfe eine ringförmige Verdünnung an der Innenfläche der Hornhautperipherie. Eine

Fig. 20.



Irisstumpf bei sog. totaler Irideremie. Nach Rindfleisch.

Andeutung eines Sphinkter wurde nur einmal an umschriebener Stelle gesehen. In den Fällen von Pagenstecher und Lembeck war der Irisstumpf in eine gablige Teilung der Descemetischen Membran eingeschlossen, das Hornhaut-

endothel ging auf den die Iris von hinten umfassenden Teil der Descemetischen Membran über. Irispigment wurde in den Wandungen des Schlemm'schen Kanals angetroffen. Der Ciliarmuskel war vorhanden, wenn auch schwach entwickelt, die gut entwickelten Ciliarfortsätze mehrfach nach hinten gezogen, offenbar durch Zug vom Glaskörper aus. Defekte der Zonula wurden anatomisch bestätigt, ebenso die klinisch wahrnehmbaren Veränderungen an der Linse, sowie die Befunde von Glaskörperverflüssigung, chorioiditischen Herden, Excavation der Papille. Da die untersuchten Augen von Erwachsenen stammten und z. T. glaucomatös waren, so können diese sämtlichen Befunde natürlich nicht ohne weiteres mit der Entstehung unserer Anomalie in Verbindung gebracht werden, ja es ist die äußerste Skepsis in dieser Hinsicht geboten, soweit die Verwertung der anatomischen Verhältnisse des Irisstumpfes und des Kammerwinkels in Frage kommt. Rindfleisch hat in seinem Falle eine hinter dem unteren Sclerocornealrande gelegene, bis zum Ciliarkörper reichende Narbe beschrieben und abgebildet, die er als das Residuum einer fötalen Perforation der Sclera ansieht. Schon nach der Abbildung war mir diese Deutung im höchsten Maße unwahrscheinlich, und nach Einsicht der Präparate, die mir Kollege Rindfleisch freundlichst zur Verfügung stellte, muss ich zu meinem Bedauern dieselbe als irrtümlich erklären. Es handelt sich um einen zum Teil noch klaffenden und mit lockeren Massen, an anderen Stellen mit einem aus Epithelzellen gebildeten Strange ausgefüllten Wundkanal, welcher bis nahe zum Ansatz des Ciliarmuskels reicht. Welche Bedeutung die Veränderung hat, lässt sich bei der spärlichen Anamnese nicht mehr mit Sicherheit herausbringen, zweifellos ist es aber eine nicht sehr lange vor dem Tode der 51 jährigen Frau entstandene Veränderung, die nicht in den 2.—3. Fötalmonat verlegt werden darf[1]).

Was die Erklärung der Irideremie angeht, so dürfen wir wohl als sicher ansehen, dass es sich um einen Bildungsmangel und nicht um ein nachträgliches Zugrundegehen einer gebildeten Iris handelt, wie Brunhuber für seinen Fall annehmen möchte, wo die Drucksteigerung die Iris zum Schwunde bringen soll. Es fehlt uns wenigstens für eine Verallgemeinerung einer solchen Annahme jeder thatsächliche Anhalt.

Die Erklärung Arnold's, welche in einem Fehlen der vorderen Ciliararterien die Ursache für die mangelhafte Ausbildung der Iris suchte, ist anatomisch unbewiesen und auch nicht mehr annehmbar, seitdem man weiß, dass die vorderen Ciliararterien die Gefäße der Pupillarmembran liefern. Sichel's (I 14) Annahme einer kongenitalen Mydriasis hat nur noch historisches Interesse. Manz (I) glaubte die Ursache darin erblicken zu dürfen, dass die Linse bei ihrer Abschnürung abnorm lange in

1) Herr Professor Leber schloss sich meiner Auffassung des Sachverhaltes an.

fester Verbindung mit der vorderen Bulbuswand stände, wodurch dann ein Vorwachsen der Iris aus mechanischen Gründen unmöglich würde. Von Bedeutung für eine solche Annahme sei noch die von Ruete (I 42) beobachtete Vorschiebung der Linse bis zur Hinterfläche der Cornea, andererseits die so oft beobachteten Hornhauttrübungen und die Zonuladefekte.

Rindfleisch dagegen glaubte aus seinen Präparaten schließen zu dürfen, dass eine fötale Entzündung an umschriebener Stelle zur Perforation der Sclera, Eröffnung der vorderen Kammer, Abfluss des Kammerwassers führte, wobei dann die Linse gegen die Hornhaut angedrängt und dort durch entzündliches Exsudat festgehalten wurde. »Das Wachstum der Iris reichte nur aus, um einen Eindruck in der weichen Hornhaut zu bewirken (Ringfurche), nicht aber, um die Verwachsung zwischen Linse und Hornhaut zu lösen. Erst allmählich wird sich die Perforationsstelle durch Narbengewebe geschlossen haben und durch weitere Absonderung des Kammerwassers eine Wiederherstellung der vorderen Kammer eingetreten sein. Jetzt war aber auch das Auge schon so weit ausgebildet, dass auch die Iris keinen Wachstumstrieb mehr zeigte.«

Beide Hypothesen scheinen mir nicht wohl haltbar: solange die von Manz angenommene Verbindung besteht, kann sich an der betreffenden Stelle auch keine Substantia corneae propria bilden; sobald die Bildung dieser möglich ist, wäre aber auch das Hindernis für die Iris beseitigt. Da die Iris sich außerdem verhältnismäßig spät entwickelt, so ist es kaum möglich, sich vorzustellen, dass um diese Zeit jene Verbindung noch existieren sollte; außerdem könnte dieselbe die Ausbildung der Irisperipherie gar nicht verhindern.

Rindfleisch's Annahme, dass in seinem Falle Chorioidea und Glaskörper intrauterin erkrankt waren, ist unbewiesen; dass die Entzündung von hier auf den vorderen Bulbusabschnitt überging und zur Scleralperforation führte, ist nach dem oben Gesagten nicht aufrecht zu erhalten. Abgesehen davon, dass jene »Perforationsnarbe« gar nicht in Verbindung mit der vorderen Kammer steht, muss darauf hingewiesen werden, dass zu der Zeit, wo die Iris entsteht, eine mit Kammerwasser gefüllte, vordere Kammer gar nicht da ist, sondern dass Linse und Cornea einander normaler Weise anliegen. Schmale, in Schnittpräparaten sichtbare Spalten beweisen nichts für die Existenz einer Kammer. Ob Kammerwasser vor der Bildung der Ciliarfortsätze abgesondert wird, ist uns ganz unbekannt. Wir brauchen daher gar nicht nach einer Ursache zu suchen, welche zur Zeit der Irisbildung die vordere Kammer aufhebt. Die Ringfurche in der Peripherie kann z. B. auch durch Anpressung des Irisstumpfes während vorübergehender Drucksteigerung entstanden sein, man kann sie gar nicht ohne weiteres in die Fötalzeit verlegen.

Die Manz'sche Hypothese glaubt Lembeck durch seinen Fall wesentlich stützen zu können. Er sucht auch zu erklären, wie es möglich ist, dass der Irisstumpf zwischen 2 Blätter der Descemet'schen Membran eingelagert sei.

Da es sich im Lembeck'schen Falle um ein glaucomatöses Auge handelt, so kann das ganze Verhalten des Irisstumpfes auf sekundäre Processe bezogen werden. Wächst das Endothel der Descemet über den mit der Hornhaut verwachsenen Irisstumpf hinüber und scheidet neue Glashaut aus, so hätten wir auch eine Erklärung des Befundes. Dass der Vorgang sich so abgespielt hat, ist natürlich nicht zu beweisen, es ist aber ganz unzulässig, auf solche Befunde genetische Erklärungen aufzubauen.

Treacher Collins hält es für wahrscheinlich, dass eine unvollständige Trennung des zwischen Linse und Hornblatt eingedrungenen Mesoderms in Hornhautsubstanz und Pupillarmembran ein Wachstumshindernis für die Iris abgiebt. Den gleichen Effekt könnte ja auch eine entzündliche Verwachsung dieser beiden Teile haben. Indessen sind dies Möglichkeiten, die durch Thatsachen nicht weiter zu begründen sind.

Ein Verständnis könnte die nahe Beziehung zwischen Irideremie und Colobom vermitteln. Bock, Bach u. a. haben darauf schon hingewiesen. Denkt man sich eine Ursache, welche zur Bildung eines in beliebiger Richtung liegenden Iriscoloboms führt, im ganzen Umkreis des vorderen Bulbusabschnittes einwirken, so wäre das Resultat die Irideremie. Wenn also die normaler Weise in einem gewissen Stadium vorhandene Verbindung zwischen extra- und intraocularem Mesoderm in Gestalt derberen Gewebes persistiert, so wäre die Irideremie erklärt, und man hätte dann wieder die Wahl, ob man dieses Persistieren durch »atypische« Bildung oder entzündliche Vorgänge begründen will. Vossius (14) sah einmal auf dem einen Auge unvollständigen Irismangel, auf dem anderen ein angeborenes, adhärentes Leucom; dieser Fall könnte zur Stütze der Entzündungslehre benutzt werden, wenn auch mit großer Vorsicht. Wir gewinnen, wenn wir uns an Thatsachen halten und die anatomischen Befunde kritisch verwerten, keine genügenden Anhaltspunkte zu einer genetischen Erklärung der Irideremie. Jeder Versuch einer solchen hat bisher nur den Wert einer Hypothese.

§ 14. Membrana pupillaris perseverans. Seitdem Adolf Weber I[56] von neuem die Aufmerksamkeit auf das Vorkommen von Resten der Pupillarmembran gelenkt und als sicheres diagnostisches Kennzeichen dieser Anomalie festgestellt hat, dass die dabei vorgefundenen Fäden stets von der Vorderfläche der Iris, meistens der Gegend des kleinen Kreises und niemals vom Pupillarrand ihren Ursprung nehmen, hat sich die Zahl der mitgeteilten einschlägigen Fälle außerordentlich gehäuft, sodass

heute kein Grund besteht, die klinische Casuistik solcher Fälle noch zu vermehren. Jeder, der ein größeres Krankenmaterial unter Augen hat, kann sich leicht davon überzeugen, dass geringe Grade jener Anomalie außerordentlich häufig vorkommen.

Von der Vorderfläche der Iris, meist der Gegend des kleinen Kreises, wie genauere Untersuchung aber zeigt, auch oft viel weiter peripher, ja bis zum äußersten Ciliarteil der Iris hin zu verfolgen, entspringen Fäden von äußerst wechselnder Zahl und Dicke, welche vielfach miteinander in Verbindung stehend entweder frei im Pupillargebiete endigen oder dasselbe als Netzwerk überziehen, öfters auch in eine central gelegene, unregelmäßige, hellere Platte übergehen, welche entweder frei vor der Linse schwebt oder mit der Kapsel verwachsen ist. Die Fäden sind manchmal erheblich heller als die Iris, öfters aber entsprechen sie in ihrer Farbe und ihrem ganzen Aussehen vollkommen dem Stroma derselben. Die centrale Platte kann auch mehr oder weniger intensiv pigmentiert sein. Die Beweglichkeit des Pupillarrandes hinter den Fäden ist vollkommen frei, die Linse meist durchaus normal, nur in vereinzelten Fällen wurde Pyramidalkatarakt beschrieben; auch hier ist man manchmal etwas zweifelhaft, ob nicht eine centrale Auflagerung auf die Kapsel vorlag.

Fig. 21.

Membrana pupillaris persev.
(Beob. d. Heidelberger Augenklinik.)

Auf der Linsenkapsel sieht man öfters im Centrum Gruppen feiner brauner Pünktchen liegen.

Die persistierende Pupillarmembran wird öfter einseitig als doppelseitig angetroffen. Gleichzeitiges Vorkommen von Resten der hinteren Gefäßkapsel der Linse ist sehr selten, solche Befunde werden von Mayerhausen (144), Franke (145), Berger (146) erwähnt.

Sehstörungen werden in der Regel bei persistierender Pupillarmembran nicht beobachtet, von Franke wird ein auffallend häufiges Vorkommen von Astigmatismus angegeben; er ist geneigt, beide Anomalien auf Entwicklungsstörungen zurückzuführen, indessen dürfte zur völligen Sicherstellung eines solchen Zusammenhanges die eine Statistik kaum ausreichen. In seltenen Fällen, wenn die Fäden besonders dicht und die centrale Platte groß war, wurden dadurch Sehstörungen bedingt, welche sogar operative Eingriffe veranlassten (A. Graefe, I [55], Cohn, 140, v. Hasner, 143, Wicherkiewicz, 150, Rumschewitsch, 151, v. Duyse, 147). Hierbei ergab sich die Gelegenheit, anatomische Untersuchungen der Membran vor-

zunehmen. Dazu kommt noch der Befund eines Leichenauges (Wedl und Bock, 148).

Zum Verständnis der anatomischen Befunde muss kurz die Beschaffenheit der normalen Pupillarmembran beim Fötus erwähnt werden. Die Angaben über dieselbe lauten verschieden: Nach Michel (141) ist dieselbe eine feingranulierte Membran mit ovalen oder elliptischen, gleichmäßig granulierten, wenig prominierenden Kernen, welche sich unregelmäßig zerstreut vorfinden. Auf der Hinterfläche breiten sich die Gefäße aus, welche ein Endothelrohr besitzen. Die Vorderfläche trägt ein Epithel, welches, anfangs in kontinuierlicher Lage vorhanden, später immer mehr defekt wird, sowohl was die Zahl als das Aussehen der einzelnen Zellen betrifft. Bei der Rückbildung verschwindet zuerst das Epithel, dann die Gefäße und die Membran selber wird zur vorderen Begrenzungsmembran, zum Endothel der Iris. Rumschewitsch giebt folgende Bestandteile an: 1. Gefäße, die ein Endothel und eine Adventitia besitzen, 2. wenige, oft sehr lange, spindelförmige Zellen, welche die Wandungen benachbarter Gefäße verbinden; die Membran selbst ist strukturlos, in ihr kommen noch Zellen vor, welche den Leukocyten gleichen, 3. Pigmentzellen sind selten und kommen unbedingt nur in den Teilen vor, welche unmittelbar an die Iris grenzen. Das Vorhandensein eines Endothels oder Epithels wird von R. bestritten.

In der persistierenden Pupillarmembran wurden sehr dünne, fast immer blutleere Gefäße gefunden, ganz selten waren in einzelnen Blutkörperchen vorhanden. Die Platte bestand aus derberem Bindegewebe mit ovalen und spindelförmigen Kernen, auf der Vorder- und Hinterfläche befand sich ein unvollständiger Endothelbelag, Pigment wurde in runden und spindligen Zellen, von welchen letztere einmal an 2 Stellen in Haufen beisammen lagen, angetroffen. Die Fäden bestanden ebenfalls aus derberem Bindegewebe, zwischen seinen Fasern fanden sich platte, ferner lange spindlige und sternförmige Zellen, Leukocyten und Pigmentzellen verschiedener Form. Die Fäden setzten sich direkt in das Irisgewebe fort, von dessen Struktur sie sich auch histologisch in keiner Weise unterschieden. Bemerkenswert ist noch, dass Mayerhausen (144) in den braunen Auflagerungen auf der vorderen Kapsel bei 5 Monate alten Kaninchen viele Hämatoidinkrystalle fand.

Der wesentlichste Unterschied zwischen der persistierenden und der normalen Pupillarmembran liegt also in der außerordentlichen Derbheit des Bindegewebes der ersteren und in ihrer abnormen Pigmentierung.

Der Erklärungsversuch, den Michel für die Persistenz der Membran macht, lehnt sich an folgende Ansicht dieses Autors über die physiologische Rückbildung an: etwa im 6. Fötalmonat soll die Iris infolge eines sehr regen Wachstums regelmäßig eine ziemlich peripher gelegene Falte bilden,

deren Konkavität nach vorne gekehrt ist; an dieser Stelle kommt es zu einer endothelialen Verklebung der Flächen der Pupillarmembran; während dieselbe besteht, erfolgt durch die Zunahme der Größenverhältnisse der vorderen Kammer, während die Pupillarmembran festgehalten wird, eine mechanische Dehnung, als deren Folge sich eine Verdünnung, eine Atrophie, ein Auseinanderweichen in der Mitte einstellen wird, es entsteht eine Pupillaröffnung in der Pupillarmembran. Die persistierende Pupillarmembran wird so erklärt, »dass eine Lösung der Verwachsungsfläche nicht stattfindet, dass sich in dem centralwärts von dieser Stelle gelegenen Teile durch Zug und Gegenzug Lücken bilden, zwischen denen Fäden stehen bleiben. Macht man die weitere Annahme, dass eine besondere Derbheit der Pupillarmembran vorhanden ist, ja wohl auch zu dieser Zeit des embryonalen Lebens der centrale Teil mit der Vorderfläche der Linse verklebt, so ist das Bild der persistierenden Pupillarmembran gegeben«.

Bei dieser Darlegung verstehe ich nicht, was das längere Bestehen der Verklebung für eine Bedeutung haben soll, wenn schon die physiologische Verklebung durch Zug die Entstehung eines Loches in der Mitte der Membran bewirkt. Es ist doch dann nach der Zeit der physiologischen Plicabildung gar nichts mehr da, was zu Fäden gezogen werden könnte. Nur dann ist dies möglich, wenn wir auf die derbere Beschaffenheit den Hauptwert legen, und dann brauchen wir den Plicazug nicht. Dass dieser übrigens, abgesehen davon, dass Rumschewitsch das regelmäßige Vorkommen der Plica bestreitet, für die normale Rückbildung der Pupillarmembran keine Bedeutung haben kann, scheint mir schon daraus hervorzugehen, dass man sonst bei der Irideremie oder im Gebiete von Colobomen keine Rückbildung derselben erhalten könnte. Die Obliteration der Gefäße des ganzen Linsenkapselsackes dürfte doch wohl viel ungezwungener darauf zurückgeführt werden, dass dieselben durch Ausbildung neuer Gefäßbahnen und Änderung der Ernährungsverhältnisse überflüssig werden. Für die Rückbildung der Glaskörpergefäße dürften doch wohl auch kaum mechanische Ursachen angenommen werden.

Die abnorm derbe Beschaffenheit der Pupillarmembran, wie sie klinisch und anatomisch zu erkennen ist, dürfte wohl sicher die Ursache ihrer ungenügenden Resorption sein, und es fragt sich nur, warum sie diese Beschaffenheit erhält. Hier hört wieder unser positives Wissen auf und die Hypothese muss weiterhelfen. Man kann den Grund einmal in einer »atypischen Bindegewebsentwicklung« — eigentlich nur eine Umschreibung der Thatsachen — suchen, oder annehmen, dass ein entzündlicher Process im vorderen Bulbusabschnitte die Ursache abgiebt. Zur Stütze der letzteren Annahme könnte man auf die Verwachsung der centralen Platte mit der Linsenkapsel sowie auf die abnorme Pigmentierung hinweisen, welche auf der Mitte der Linsenkapsel sowie in der Pupillar-

membran angetroffen wird. Beide Gründe sind indessen nicht zwingend; die Möglichkeit einer Verwachsung durch einfache Verklebung im embryonalen Leben ist nicht von der Hand zu weisen. Werden die amniotischen Verklebungen heute von den Pathologen doch auch nicht mehr als entzündliche aufgefasst. Es ist ferner nicht zu vergessen, dass das Pigment im Stroma vom Chorioidea und Iris größtenteils erst nach der Geburt auftritt, dasselbe kann an der Pupillarmembran stattfinden, wodurch natürlich die Möglichkeit, aus der Pigmentierung entzündliche Vorgänge zu erschließen, wegfiele. Ferner hat Schubert (81) nachgewiesen, dass das Vorkommen sehr kleiner brauner Pigmentpunkte auf der vorderen Kapsel so überaus häufig ist, dass dieser Umstand schon die Annahme entzündlicher Vorgänge äußerst unwahrscheinlich machen müsste. Der Befund Mayerhausen's lässt an die Möglichkeit denken, dass bei der allmählichen Obliteration der Gefäße Reste des Blutes in Pigment umgewandelt werden und liegen bleiben könnten.

Es steht also mit der Erklärung dieser Missbildung so, wie bei vielen anderen: die Annahme, dass dabei pathologische Vorgänge eine Rolle spielen, ist keineswegs auszuschließen, zur Zeit aber auch nicht zu beweisen.

Einige ganz ungewöhnliche Formen persistierender Pupillarmembran sind noch kurz zu erwähnen: Mayerhausen (149) sah eine derbe Membran, welche von dem kleinen Iriskreise ausging, fast die ganze Pupille bedecken, bei starker Verengerung derselben durch Lichteinfall verschwand sie vollkommen hinter jener Membran.

Verwachsungen von Fäden der Pupillarmembran mit der Hornhaut wurden von Beck (citiert von Arlt, Krankh. d. Auges Bd. I, S. 234), Samelson (139), Makrocki (142), Zirm (152), Vossius (93) und Wintersteiner (153) beschrieben.

Gemeinsam ist diesen Fällen, dass Fäden, welche vom kleinen Iriskreise entsprangen und in ihrem Aussehen der Iris ähnlich waren, mit der Hornhaut an umschriebener Stelle verwachsen waren. Da gleiche Fäden ohne Verwachsung mit der Cornea am anderen Auge mehrmals gesehen wurden, so ist ihre Deutung als persistierende Pupillarmembran im Gegensatze zu gewöhnlichen vorderen Synechien nicht anzuzweifeln. Zwei Erklärungsversuche sind für die Erscheinung gemacht worden: 1. infolge einer Entzündung mit oder ohne Perforation der Cornea, während welcher es zu einer vorübergehenden Aufhebung der vorderen Kammer kam, entstand eine Verwachsung der Pupillarmembran mit der Cornea. 2. Da die Cornea propria und die Pupillarmembran aus derselben Mesodermschicht entstehen, kann man annehmen, dass die Spaltung an gewissen Stellen ausgeblieben ist und so die Fäden entstanden.

Meiner Ansicht nach besteht gar kein Grund, die erste, äußerst einleuchtende Erklärungsweise nicht auf alle Fälle anzuwenden. Dreimal war eine Blennorrhoea neonat., welche zur Bildung von Hornhautleucomen Ver-

anlassung gegeben hatte, sicher oder wahrscheinlich vorausgegangen. In den übrigen Fällen, wo hiervon nichts bekannt war, bestanden Hornhauttrübungen an den Stellen, wo die Fäden sich ansetzten; wir brauchen hier nur eine intrauterin abgelaufene Entzündung anzunehmen. Vossius, der die zweite Erklärungsweise annimmt, führt zur weiteren Stütze derselben einen Fall an, wo er angeborene Hornhautleucome sah, die von innen und außen sich in die sonst klare Hornhaut erstreckten und mit welchen die Iris in ganzer Ausdehnung verwachsen war. Der Pupillarrand fiel mit der Spitze der Trübung zusammen. Auf dem anderen Auge waren ähnliche Trübungen vorhanden, außerdem braune Auflagerungen auf der Hinterfläche und ein zu derselben von der Iris ziehender Faden. Seine Erklärung, dass auch hier eine Trennung des Mesoderms in zwei Blätter ausgeblieben sei, ist deshalb unannehmbar, weil wir eine vollkommen ausgebildete Iris vor uns haben, welche sich bei Annahme jener Voraussetzung doch unmöglich bilden könnte.

Dass die von mir verallgemeinerte Erklärungsweise jener Verwachsung durch Entzündung nichts für die entzündliche Entstehung der Persistenz der Pupillarmembran selber beweist, brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben.

§ 15. Corektopie. Schon normaler Weise liegt die Pupille nicht genau in der Mitte der Iris, sondern etwas nach innen, innen oben oder innen unten, letzteres am häufigsten. Gescheidt hat stärkere Abweichungen von dieser Lage mit dem Namen der Corektopie belegt. Die außerordentlich verschiedenen Angaben der Autoren über die Häufigkeit dieser Bildungsanomalie sind so zu erklären, dass manche, z. B. v. Ammon, schon sehr geringe Grade, die weder praktisch noch theoretisch erheblicheres Interesse darbieten, mit jenem Namen belegen, während ihn die meisten für auffallende, höhere Grade reservieren. Natürlich ist dabei keine scharfe Grenze zu ziehen möglich.

In den ausgesprochensten Fällen liegt die Pupille dem betreffenden Hornhautrande so nahe, dass sie von demselben nur durch einen 1—2 mm breiten Streifen Irisgewebes getrennt ist.

Die Casuistik unserer Anomalie ist schon eine recht reichhaltige, Best (157) hat die Litteratur sorgfältig zusammengestellt. Er unterscheidet vier Gruppen, eine Einteilung, der ich mich mit einigen Abweichungen anschließen möchte.[1])

1. Verlagerung der Pupille ohne sonstige Komplikationen; die übrigen Teile des Auges sind normal, ebenso das Sehvermögen. Die Richtung der Ektopie zeigt nichts Gesetzmäßiges. Die Pupille hat in der

1) Samelsohn (154) hat übrigens zuerst darauf hingewiesen, dass man prinzipiell verschiedene Formen der Corektopie auseinander halten solle.

Regel eine längliche oder mehr dreieckige oder unregelmäßige Form, ist vom Sphinkter umgeben und zeigt normale Reaktion.. An der Iris sind keine Spuren von abgelaufener intrauteriner Entzündung zu erkennen. Die Anomalie ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einseitig.

2. In einer Gruppe von Fällen, die Samelsohn zuerst näher hervorgehoben hat, zeigt die Iris schmutzige Verfärbung und ausgesprochene Veränderung ihrer Struktur; namentlich ist es bemerkenswert, dass der Irisrand auf der Seite der Verlagerung in hohem Grade atrophiert ist und die Radiärfaserzüge sämtlich nicht nach dem Centrum der Pupille, sondern nach der Gegend des atrophierten Irisrandes gerichtet sind, sodass ein ähnliches Bild entsteht wie nach einer mit Iriseinklemmung verheilten Iridektomie. Samelsohn hat dabei noch gleichzeitig Erweiterung und Reaktionslosigkeit der Pupille sowie Drucksteigerung ohne Excavation beobachtet, Erscheinungen, die man nur als sekundäre deuten kann. Solche Befunde legen die Annahme nahe, dass eine intrauterine Entzündung der ausgebildeten Iris einen hochgradigen Schwund derselben an umschriebener Stelle und vielleicht eine Verwachsung der Iris mit der Hornhautperipherie herbeigeführt hat. Trifft das zu, so gehören auch die seltenen Fälle hierher, wo eine hochgradige Verlagerung der Pupille durch einen im fötalen Leben entstandenen Irisprolaps mit vollständiger Vernarbung desselben bedingt ist. Eine solche Beobachtung ist z. B. von Rindfleisch (156) mitgeteilt worden, allerdings nicht unter der Bezeichnung der Corektopie. Dass sie aber der zweiten Gruppe der Corektopie nahesteht, ist kaum zu bezweifeln.

3. Als Komplikation bei anderen angeborenen Fehlern des Auges kommt Verlagerung der Pupille vor z. B. beim Buphthalmus; ob indessen ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden besteht, ist nach dem bisherigen Material nicht zu entscheiden. Ferner in Verbindung mit Albinismus, Dermoid der Sclerocornealgrenze, Lidcolobomen sowie Mikrophthalmus, ferner in vielen Fällen von Iriscolobom, besonders bei dem typischen, wo die Verlagerung durch den Zug des in die Colobomschenkel übergehenden Sphinkters erklärt wird.

4. Ein sehr typisches Krankheitsbild ist die Corektopie in Verbindung mit Irisschlottern und Verschiebung der Linse. Eine tabellarische, nahezu vollständige Übersicht der einschlägigen Fälle ist neuerdings von Damianos (158) gegeben worden. Fast immer sind beide Augen betroffen[1]), Pupille und Linse sind, wie Breitbarth hervorgehoben, meistens in entgegengesetztem Sinne verschoben, sehr selten ist eine Verschiebung im gleichen Sinne, etwas häufiger eine seitliche.

---

1) Neuerdings beschrieb v. Duyse (8) einen Fall von einseitiger Ektopie der Pupille bei doppelseitiger Ektopie der Linse.

Das Irisschlottern ist sehr deutlich, besonders entsprechend dem linsenlosen Teil.

Die Verlagerung der Pupille ist in 12 % der Fälle auf beiden Augen symmetrisch, in den übrigen mehr oder weniger unsymmetrisch, in einigen sogar entgegengesetzt an beiden Augen.

Am häufigsten ist die Pupille nach oben außen verschoben (35,2 %), dann nach außen unten (13,6 %), innen oben 13,6 %, unten 11,3 %, oben 9,1 %, innen unten 7,9 %, außen 5,7 %, innen 3,4 % [1]). Die Struktur der Iris kann völlig normal sein, ließ aber auch Abweichungen erkennen. Der kleine Kreis war mehrfach kaum oder gar nicht zu erkennen, circuläre oder radiäre Falten wurden beobachtet. Der Sphinkter, dessen meist normale Beschaffenheit schon die gute Pupillarreaktion beweist, war manchmal mangelhaft entwickelt, ja sogar an der schmalen Stelle der Iris unterbrochen, woraus aber nicht auf einen Zusammenhang mit der Fötalspalte geschlossen werden darf, da diese Veränderung auch bei Richtungen der Ektopie vorkam, welche eine Beziehung zu jener Spalte ausschlossen.

Fig. 22.

Corektopie mit Linsenluxation.
(Beob. d. Heidelberger Univ.-Augenklinik.)

Die Pupille ist öfters auffallend eng, leichte Verschiedenheit der Größe an beiden Augen kommt vor, ihre Form ist rund, oval, birnförmig, dreieckig, unregelmäßig. Die Reaktion auf Licht ist meist normal, einigemale träge, fünfmal aufgehoben gefunden worden, wobei dann aber, soweit ersichtlich, innere Komplikationen (Amaurose, Drucksteigerung, Netzhautablösung) anzuschuldigen waren.

Die Linse ist meist durchsichtig; sekundäre Kataraktbildung kam vor, ferner, als angeborene Veränderung, Andeutung von Einkerbung des Linsenrandes sowie Linsencolobom. Eine auffallende Kleinheit der Linse im ganzen wurde sowohl klinisch wie bei der Extraktion solcher Linsen festgestellt.

Die Zonulafasern scheinen nur ausnahmsweise zu fehlen, mehrfach wird ihr Vorhandensein ausdrücklich hervorgehoben.

Niemals fand sich ein Colobom der inneren Augenhäute, dagegen sehr oft eine temporale oder circumpapilläre Entfärbungszone des Pigmentepithels; sonstige Veränderungen im Fundus (Excavation, Amotio retinae) sind seltenere Befunde.

Reste der Pupillarmembran waren in 16,3 % der Fälle vorhanden.

---

1) Zahlen nach Damianos.

Die Refraktion ist, solange die Linse im Pupillarbereiche liegt, eine myopische, einige Male wird auffallender Langbau des Auges beschrieben. Ist das Pupillargebiet linsenlos, so war die gefundene Hyperopie von äußerst wechselnden Graden. Schnitt der Linsenrand die Pupille, so ließ sich monoculare Diplopie nachweisen. Die Sehschärfe war sehr verschieden, von Erkennen von Handbewegungen bis zu voller Sehschärfe kommen alle möglichen Schwankungen vor, die Herabsetzung ist jedenfalls häufiger durch optische Verhältnisse als durch Veränderungen im Fundus bedingt.

Verhältnismäßig häufig kommt die Anomalie bei Geschwistern vor, während sie bei den Eltern der Befallenen bisher nicht gesehen wurde; dagegen bestand bei denselben oft Myopie. Nahe Beziehungen scheinen zur einfachen Linsenektopie ohne Corektopie zu bestehen.

Abgesehen von einer wenig verwertbaren Untersuchung v. Ammon's fehlen bisher anatomische Befunde bei Corektopie[1]).

In letzter Zeit hatte ich nun Gelegenheit, das eine Auge eines Patienten zu untersuchen, welcher beiderseits typische, sehr hochgradige Corektopie nach innen und etwas nach unten mit gleichzeitiger Linsenverschiebung nach oben außen zeigte. Der Befund soll an anderer Stelle ausführlich mitgeteilt werden.

Bei der Beurteilung der anatomischen Verhältnisse ist größte Vorsicht geboten, weil das betreffende Auge eine Verletzung mit starken intraocularen Blutungen erlitten hatte, an welche sich ein Status glaucomatosus anschloss.

Über die Ursachen der Linsenverschiebung ist deshalb auch nichts Sicheres zu ermitteln gewesen. Was den Befund an der Iris angeht, so glaube ich mit Bestimmtheit behaupten zu können, dass in diesem Falle die excentrische Lage der Pupille lediglich durch eine Verziehung derselben bedingt ist, da der schmale, nasale Iristeil etwa dreimal so dick ist wie der ganz in die Länge gezogene verdünnte gegenüberliegende. Für die Annahme eines Bildungsmangels auf der einen, eines Überschusses auf der anderen Seite fehlt jeder Anhaltspunkt. Es handelt sich wohl um ähnliche mechanische Verhältnisse wie bei einem vernarbten Irisvorfall. Der Unterschied ist nur der, dass eine Perforation an der Cornealgrenze hier fehlt. Eine nähere Begründung dieser Auffassung behalte ich mir vor.

---

1) Den Fall V von Bach (119), den dieser als den ersten anatomisch untersuchten bezeichnet, kann ich nicht hierher rechnen, da in demselben die Iris im ganzen Umfange weniger weit als normal nach vorn reichte und nur unten noch etwas mehr verkürzt war, als in den übrigen Richtungen, während bei der eigentlichen Corektopie die Iris in der der Verlagerung entgegengesetzten Richtung abnorm breit ist. Außerdem finden sich in diesem Falle zahlreiche andere angeborene Fehler, die bei der typischen Corektopie so gut wie niemals vorkommen.

Bei der Erklärung der Corektopie sind die Fälle unberücksichtigt zu lassen, in welchen bei typischem Iriscolobom die Pupille nach unten verzogen ist. Die unkomplizierte Corektopie (Gruppe I) wurde so erklärt, dass man eine ungleichmäßige Entwicklung der Iris (Mangel auf der einen, Überschuss auf der anderen Seite) annahm, ohne ein solches Verhältnis sicher beweisen zu können.

Die Hypothese Samelsohn's (154), dass eine excentrische Einstülpung der Linse den Befund von Corektopie mit entgegengesetzter Linsenverschiebung erklären könne, erörtere ich nicht weiter, weil diese Annahme nur konstruiert und nicht auf Thatsachen gegründet ist.

Dass entzündliche Erkrankung der Iris mit Schrumpfung bezw. Zusammenziehung eines Teils und Hinüberzerrung des gegenüberliegenden die Entstehung der Corektopie in gewissen Fällen erklären kann, scheint mir schon durch Samelsohn's Ausführungen, noch mehr aber durch meinen anatomischen Befund wahrscheinlich gemacht. Da der letztere einen Fall von Corektopie mit Linsenverschiebung betrifft, diese Kombination aber verhältnismäßig häufig ist, so mag wohl auch jene Erklärung für viele Fälle zutreffen. Welcher Art jene Erkrankung ist, die zu der Verlagerung führt, bleibt uns vorläufig unbekannt.

v. Duyse (8) schreibt dem an symmetrischen Stellen beider Augen wirkenden Drucke des Amnions die Folge zu, dass die Iris sich an der Stelle des Druckes nur unvollkommen entwickeln, die Linse aber nach der entgegengesetzten Seite verschoben werden soll. Auf der dem Drucke entgegengesetzten Seite trete eine kompensierende, abnorm starke Entwicklung der Iris ein. Warum letzteres, ist nicht einzusehen, in meinem Falle besteht auch nur eine Streckung, Verziehung. Dass kein Grund für die Annahme einer abnorm starken Entwicklung eines Teils der Iris vorliegt, wenn ein anderer in derselben gehemmt wird, sehen wir bei den Iriscolobomen. Dies muss man auch Bach (119) entgegenhalten, welcher eine verspätete Lösung zwischen Gefäßkapsel der Linse und dem die Augenblase umgebenden Mesoderm als Ursache der Corektopie ansieht.

§ 16. Angeborene Veränderungen des Pupillarrandes. Bei Pferden und manchen anderen Tieren kommen sehr häufig pigmentierte, kolbige Auswüchse am Pupillarrande vor, welche man auch als Traubenkörner bezeichnet hat[1]).

---

1) Sie werden auch Ectropion uveae congenitum oder Villositates uveales genannt. Ectropium ist jedenfalls eine recht ungeeignete Bezeichnung, weil man sonst unter Ectrop. uveae ein Hinübergezogensein des Pigmentblattes auf die Vorderfläche der Iris versteht, ein Zustand, der übrigens auch congenital vorkommt (z. B. Weinbaum, 162).

Ähnliche Gebilde finden sich auch beim Menschen, manchmal ganz außerordentlich stark entwickelt. Die Auswüchse ragen frei in das Pupillargebiet hinein und stören die Beweglichkeit der Pupille in keiner Weise, niemals sind sie mit der Linsenkapsel verwachsen. Diese ist entweder vollkommen normal oder es finden sich bräunliche Auflagerungen auf derselben, die einen der Pupille entsprechenden Kreis bilden können. Die Auswüchse entstehen aus dem Umschlagsrande der Pigmentschicht, in seltenen Fällen können sie sich vom Pupillarrande lösen und als frei bewegliche Körper in der vorderen Kammer angetroffen werden. Bock (161) fand in einem solchen Falle bei der anatomischen Untersuchung, dass das Gebilde nur aus Pigmentepithelzellen bestand. Bei Pferden soll das Gebilde nach Bock an der Basis regelmäßig Bindegewebe enthalten. Businelli (159) und Troitzki (160) haben solche beim Menschen operativ entfernte Körper untersucht und darin pigmentiertes Bindegewebe gefunden. Man könnte darnach etwas zweifeln, ob diese Fälle mit den gewöhnlichen identisch waren. In mehreren Fällen sind aus solchen spontan in die Kammer gefallenen Gebilden Cysten hervorgegangen.

Dass die sog. Traubenkörner angeborene Bildungen darstellen, ist wohl kaum zu bezweifeln. Wie sie entstehen, ist unklar. Bock glaubt sie als Reste der Membrana capsulo-pupillaris auffassen zu müssen, was mir mit Rücksicht gerade auf seinen Fall, wo nur Pigmentepithelien gefunden wurden, nicht verständlich ist. Eine Entzündung als Ursache anzunehmen geht kaum an mit Rücksicht auf die Häufigkeit der Befunde bei Tieren.

§ 17. Arteria hyaloidea persistens, Canalis Cloqueti. Nachdem Heinrich Müller (I[67]) im Jahre 1856 einen eigentümlichen Zapfen beschrieben hatte, welcher sich ganz regelmäßig an der Papille des Ochsenauges findet und als Überrest der Art. hyal. um so sicherer angesprochen werden konnte, weil er bei Kälbern noch zum Teil bluthaltig ist, fand seine Vermutung, dass derselbe ophthalmoskopisch auch hier und da beim Menschen sichtbar sein würde, rasch Bestätigung.

Meissner (I[69]) hatte schon vorher einen 3 mm langen, weißlichen Zapfen, den er bei anatomischer Untersuchung in einem menschlichen Auge gefunden, ebenso gedeutet, und kurze Zeit nach Müller's Mitteilung wurden von Saemisch (I[71]) und Zehender (I[72]) die ersten ophthalmoskopisch beobachteten Fälle mitgeteilt, denen sich bald zahlreiche andere anreihten.[1])

Die als A. hyal. pers. bezw. Canalis Cloqueti beschriebenen Fälle zeigen ein etwas verschiedenes klinisches Bild. In der Mehrzahl zieht von der Papille in der Achse des Glaskörpers ein strangförmiges Gebilde nach der Hinterfläche der Linse, an der es sich in einer Anzahl von Fällen

---

1) Dieselben sind von Otto (171) ziemlich vollständig gesammelt.

central, öfters noch etwas excentrisch ansetzt, während es sie in anderen nicht erreicht. Im durchfallenden Lichte erscheint der Strang im allgemeinen dunkel, im auffallenden grauweißlich, in einzelnen Fällen enthielt er ein blutführendes Gefäß, das sich einmal an der Hinterfläche der Linse in eine Anzahl von divergierenden Ästchen teilte; ein ähnliches Verhalten wurde auch bei fehlendem Blutgehalte beobachtet. Mehrfach konnte sichergestellt werden, dass er aus der Centralarterie oder einem ihrer Hauptäste entsprang. Sein Kaliber entsprach dem eines größeren Netzhautgefäßes oder war erheblich stärker, auch ungleich dick an den einzelnen Stellen seines Verlaufes. Wenn er nicht bis zur Linse reichte, sondern im Glaskörper endigte, so konnte manchmal gleichzeitig ein der hinteren Linsenfläche anhaftender und nach hinten ragender, kurzer Faden beobachtet werden. Solche Fälle wurden mit Wahrscheinlichkeit als Zerreißung der Art. hyal. aufgefasst. Unterharnscheidt (164) konnte einen solchen Vorgang direkt nachweisen: an einem Auge, in welchem er den bis zur Linse reichenden Strang gesehen hatte, war derselbe nach einigen Jahren im Verlaufe einer progressiven Myopie zerrissen. Die Ausbreitung des Stranges hinter der Linse hat öfters einen mehr membranösen Charakter, und diese Membranen erreichen wieder in manchen Fällen nicht die Linse, sondern flottieren im Glaskörper, auch wurde eine Teilung des Stranges in 2—3 Äste ein Stück hinter der hinteren Linsenfläche gesehen. An der Linse selbst kommen hintere Polarkatarakt sowie streifige Trübungen in der hinteren Corticalis zur Beobachtung. Außer solchen strangförmigen wurden schlauchartige Bildungen mit zarten, durchscheinenden Wandungen beobachtet, die vor der Papille eine die Centralgefäße zum Teil oder völlig deckende Ampulle bildeten. Endlich kamen Fälle vor, in welchen ein derberer, centraler Strang von einer denselben begleitenden, zarten, durchscheinenden Hülle umgeben gefunden wurde.

Bei Bewegungen des Auges zeigt der Strang in der Mehrzahl der Fälle lebhafte, peitschenartige Bewegungen, seltener ist völlige Unbeweglichkeit angegeben. Wenn er ein blutführendes Gefäß enthielt, so konnte durch Druck auf den Bulbus Pulsation hervorgerufen werden, in einem Falle will Fournet (163) spontane Pulsation gesehen haben.

Sehr ungewöhnliche Fälle, in welchen die Netzhaut an der Papille durch den nach vorn ziehenden Strang zeltartig abgehoben war, sind von Eversbusch (165) und Hersing (166) beschrieben worden.

Während in einer ganzen Anzahl von Fällen jener Strang bezw. Schlauch das einzige Abnorme war und nicht einmal Sehstörung hervorrief, sind andererseits die Komplikationen zahlreich. Glaskörpertrübungen, geschrumpfte, verkalkte und luxierte Linse, chorioiditische Herde um die Papille, Retinitis pigmentosa, Sehnervencolobom, ferner ausgedehnte präretinale Bindegewebsbildungen, letztere am ausgesprochensten in dem Falle

v. Duyse (170); dass hier ausgedehnte Entzündungsprodukte oder Umwandlungsprodukte von Blutungen vorliegen, erscheint mir zweifellos, deshalb auch das strangförmige, von der Papille nach der Gegend der Ora serrata hinziehende weißliche Gebilde in seiner Bedeutung etwas unsicher. Wichtig ist hervorzuheben, dass die persistierende A. hyaloidea in den meisten anatomisch untersuchten Mikrophthalmen sowie in colobomatösen Augen und in Verbindung mit Lenticonus post. gefunden wurde. Sie war hier regelmäßig in derbe Zellstränge eingelagert. Eine A. hyal. findet sich auch in dem von Thier (172) als Cyclitis foetalis beschriebenen Falle.

Manz (I) teilte bereits in der ersten Auflage dieses Buches einige auf die Art. hyal. bezügliche anatomische Befunde mit: Die Angaben beziehen sich auf die Augen einiger australischer Reptilien (*Trachyosaurus* und *Lygosoma*), ferner auf die von hirnlosen Missgeburten, wo er sogar einmal eine an die hintere Linsenfläche reichende und sich hier verästelnde, von einer mäßig starken Adventitia umgebene und in eine etwas verdichtete Schichte des Glaskörpers eingelagerte A. hyaloidea fand. Ferner beschrieb er und bildete ab ein von einem 24jährigen Mädchen stammendes Präparat. Hier entsprang von der Papille ein kurzer Zapfen, von welchem die vollkommen obliterierte Arterie ausging. Dieselbe war von einem weiten, durchscheinenden Mantel umgeben, welcher ungefähr durch die Mitte des Glaskörpers zog und sich mit einer bestimmt konturierten, ovalen Scheibe an der Hinterfläche der Linse ansetzte. Eine mikroskopische Untersuchung dieses Falles ist nicht berichtet, ebenso konnte die Augenspiegeluntersuchung nicht vorgenommen werden.

Neuerdings hat Terrien (173) angegeben, dass man bei genauer Untersuchung fast in allen Augen von Neugeborenen und Kindern aus dem ersten Lebensjahre einen kurzen, 1—1$^1/_2$ mm langen Zapfen findet, welcher den Rest der Art. hyaloidea enthält. Ich habe denselben an den Augen Neugeborener auch oft gesehen.

Bock (148) beschreibt anatomisch einen in der Achse des Glaskörpers verlaufenden Strang, der sich vorn fächerförmig ausbreitete und hier teilweise verödete Gefäße erkennen ließ.

Das Interesse für klinische Beobachtungen wurde besonders angeregt durch eine im Jahre 1882 erschienene Arbeit von Eversbusch (165), welcher die Ansicht aussprach, man müsse die unter der Bezeichnung A. hyal. persistens mitgeteilten Fälle in zwei Gruppen sondern: 1. Wirkliche blutführende oder obliterierte A. hyaloidea, 2. membranöse Trübungen, die ihrer Lage nach dem Canalis Cloqueti entsprechen, aber entstanden sind durch postembryonale Veränderungen der centralen Lymphspalte des Glaskörpers (Residuen voraufgegangener Blutungen); für die Entstehung der letzteren sei die Myopie prädisponierend. Er zweifelt daher eine Anzahl

der mitgeteilten Beobachtungen über A. hyal. persistens in bezug auf die Deutung an.

Die von Eversbusch verlangte Trennung ist wohl begründet, die differentielle Diagnose dürfte aber in vielen Fällen sehr schwierig sein, und mir scheint seine Skepsis in bezug auf einige Fälle zu weit zu gehen. Die Bedeutung der Myopie ist von ihm, wie von mehreren Seiten betont wird, wohl überschätzt worden.

Man hat nun aber nicht nur fötale von postfötal entstandenen Zuständen trennen, sondern auch bei den wahrscheinlich oder sicher aus der Fötalzeit stammenden Bildungen eine Art. hyal. persistens von Sichtbarsein des Cloquet'schen Kanals unterscheiden wollen. (v. Reuss, 167, Magnus, 168 u. a.)

Da der Cloquet'sche Kanal nach Stilling's Untersuchungen immer persistiert und trotzdem fast nie ophthalmoskopisch sichtbar ist, so kann das Sichtbarsein eines aus der Fötalzeit stammenden, schlauchförmigen Gebildes ohne einen derberen Strang innerhalb desselben nicht ohne weiteres als Sichtbarsein des Cloquet'schen Kanals, sondern wohl nur so gedeutet werden, dass eine aus lockerem Zellgewebe bestehende Einscheidung der Arterie wie sie z. B. der Fall I von Hess (62) zeigt, persistiert, während die Arterie selber verschwindet. Eine solche Hülle kann auch vor der Papille anschwellen und die ganze Fläche derselben einnehmen, ferner in ihrem Verlaufe ganz verschiedene Dicke haben, also Kennzeichen darbieten, welche nach v. Reuss für Sichtbarsein des Kanals sprechen. Ist die zarte Hülle gleichzeitig mit einem centralen Faden vorhanden, so ist die enge Zusammengehörigkeit beider Gebilde schon klinisch dann sehr deutlich zu erkennen, wenn die Hülle die zahlreichen Schlängelungen des Gefäßes begleitet wie im Falle Bock's. Das Persistieren eines solchen die Arterie umgebenden Gewebes ist wohl durch eine besonders starke, »atypische« Entwicklung desselben zu erklären.

Entzündungsprodukte oder Reste von Blutungen, die sich an den Wänden des Cloquet'schen Kanals im fötalen Leben ansetzen, könnten denselben — theoretisch betrachtet — natürlich auch sichtbar machen. Eine Entscheidung, ob dies die Entstehungsweise war, dürfte im einzelnen Falle kaum möglich sein. Ich halte die Bestrebungen, bei angeborenen Bildungen Art. hyal. persistens von Sichtbarsein des Cloquet'schen Kanals zu unterscheiden, für die weitaus größere Zahl der Fälle für ziemlich unfruchtbar, da die angegebenen Unterscheidungsmerkmale (v. Reuss) viel zu unsicher sind.

Postfötal entstandene Exsudate im Cloquet'schen Kanal sind ja nicht sehr selten. Indessen ist der Nachweis, dass sich durch Blutungen in einem vorher normalen Glaskörper ein von der Papille bis zur hinteren Linsenfläche reichender Strang, welcher mit einer A. hyal. persistens zu verwechseln

ist, bilden könne, wohl noch nicht sicher geführt. Was die Anfüllung des Kanals durch Entzündungsprodukte betrifft, so ist eine solche Möglichkeit natürlich nicht zu bestreiten, es ist ja bekannt, dass sich strangförmige, aus der Papille hervorragende Exsudate bilden können; soweit ich aber sehe, ist der Beweis, dass eine solche Entstehung auch nur für einen der als A. hyal. beschriebenen Fälle angenommen werden muss, nicht erbracht worden.

Die Angabe von v. Duyse (170) und Fuchs (169)[1], dass die A. hyal. fast immer einseitig, der sichtbare Canalis Cloqueti so gut wie regelmäßig doppelseitig gefunden werde, ist nach meiner Kenntnis der Litteratur nicht zutreffend.

Unter der Bezeichnung Art. hyal. persistens ist eine ganze Anzahl von Fällen beschrieben worden, in welchen mir diese Diagnose nicht berechtigt erscheint. Es sind das diejenigen, in welchen ein Gefäß von der Papille eine Strecke weit in den Glaskörper zieht, um dann umzubiegen und als arterielles Gefäß in die Netzhaut überzugehen oder in der Papille zu verschwinden. Der rückwärts verlaufende Teil windet sich dabei öfter mehrmals um den vorwärts strebenden. Dass der rückkehrende den Charakter einer Vene hätte, ist in der Mehrzahl der Fälle auszuschließen, in keinem Falle, meines Erachtens, bewiesen. Die Entstehung und Bedeutung dieser Schlingenbildung ist bisher nicht näher zu erklären, die normale Art. hyal. zeigt aber, soweit wir wissen, während der Zeit ihres Bestehens nie einen solchen Verlauf, und eine Vena hyaloidea ist unbekannt, es ist deshalb nicht gerechtfertigt, jene Fälle als Art. hyaloidea zu deuten. Es ist dies auch nicht von allen Autoren geschehen und in allerletzter Zeit von Günsburg (174) direkt als unrichtig bezeichnet worden. Günsburg bringt die einschlägige Litteratur, dazu kommen noch Fälle von Bondi (175) und Hirsch (176). Sehr ungewöhnlich und schwer zu deuten ist auch ein Fall von Hirschberg (328), welcher aus einer in den Glaskörper hervorragenden Arterie mehrere rückkehrende Äste abgehen sah, die umbogen, sich in die peripheren Netzhautlagen begaben und dort verästelten. Solche Fälle sind besonders schwer zu deuten, weil nach den eingehenden Untersuchungen von O. Schultze die Glaskörpergefäße niemals in Netzhautgefäße übergehen, sondern vollkommen verschwinden und die Neubildung der definitiven Retinalgefäße von der Papille aus erfolgt.

§ 18. Glaskörpergefäße und Glaskörperstränge. Ein in den äußersten Schichten des Glaskörpers dicht vor der Netzhaut befindliches, feines Gefäßnetz wurde von Hirschberg (177) gesehen und als persistierende

[1]) In der Dissertation von Fuchs (169) sind die Angaben über die Fälle anderer Autoren vielfach ganz unrichtig.

Glaskörpergefäße gedeutet; ob eine andere Entstehungsart dabei auszuschließen ist, lasse ich dahingestellt.

Es werden dann weiter angeborene strangförmige, schlauchförmige, zeltdachartige Gebilde im Glaskörper beschrieben, deren Deutung vor der Hand auch sehr unsicher ist. Die Wahrscheinlichkeit, dass es sich dabei um pathologische Produkte handelt, scheint mir sehr groß. So kann ich mich auch nicht der Deutung WINTERSTEINER's (179) anschließen, der sogar die Venae hyaloideae RICCHIARDI's, welche von den Embryologen nicht anerkannt werden, heranzieht, um die merkwürdigen Bindegewebsbildungen seines Falles auf normal präformierte Gebilde zu beziehen. HIRSCHBERG (178) hat nachgewiesen, dass einige als schlauchförmig abgekapselter Cysticercus angesprochene Fälle von LIEBREICH, v. GRAEFE und TEALE als angeborene schlauchartige Bindegewebsbildungen anzusehen seien; er beschreibt selber einen ähnlichen Fall, welcher sich dadurch von dem gewöhnlichen Bilde der Art. hyaloidea persistens unterscheidet, dass der von der Papille entspringende Schlauch hinten durch Faserhäute befestigt ist und von seinem Körper flügelartige Fortsätze zur Retina entsendet. MITVALSKY (180) beschreibt ähnliche Bildungen, die aber nicht an der Papille ihren Ursprung nehmen. Eine sichere Erklärung dieser Fälle scheint kaum möglich, ein näheres Eingehen auf dieselben an dieser Stelle nicht am Platze.

§ 19. Missbildungen der Retina und des N. opticus. Die Untersuchungen des Sehorgans bei der Anencephalie haben im wesentlichen übereinstimmende Resultate ergeben: Im Sehnerven und in der Netzhaut fehlen die Nervenfasern, ferner in letzterer meistens die Ganglienzellen, während die äußeren Schichten normale Verhältnisse zeigen. Diese Thatsache hat neuerdings (PETRÉN, 188) die Deutung gefunden, dass hier ein »Systemdefekt« vorläge und zwar in der Weise, dass die Neurone erster und zweiter Ordnung normal angelegt und entwickelt seien, diejenigen dritter aber ganz fehlen. Gleiche Systemdefekte werden für das Rückenmark und verlängerte Mark angenommen. Das Verhalten der Netzhaut sei nur durch die Annahme einer fehlerhaften Anlage des Keimes und zwar des Medullarblattes zu erklären. Es widerlege direkt alle Theorien, welche für das Zustandekommen der Anencephalie äußere Ursachen verantwortlich machen.

Diese Schlüsse sind nicht berechtigt. Wir können den Befund an Netzhaut und Sehnerven ganz ungezwungen als sekundäre Degeneration auffassen. Analoge anatomische Verhältnisse finden wir z. B. bei der unkomplizierten Embolie der Centralarterie. Irgend welche Schlüsse über die Zeit der Entstehung der Gehirnmissbildung gestattet der Befund am Auge nicht.

Aplasie des Sehnerven. Das Fehlen des Sehnerven, wie es häufig

beim Anophthalmus vorkommt, wird an anderer Stelle erwähnt werden. Hier ist nur die Rede von einem Mangel des N. opticus bei Vorhandensein bezw. guter Ausbildung des Bulbus. Zur Entwicklung des Auges ist das ursprüngliche Vorhandensein des Augenblasenstiels notwendig. Es muss also angenommen werden, dass die Umbildung desselben zum Sehnerven unterblieben und die Elemente des Augenblasenstieles selber zu Grunde gegangen sind. Denn für die Annahme eines vollständigen Schwundes des Sehnerven bei guterhaltenem Bulbus fehlt jede Begründung. Gewisse Beobachtungen sprechen dafür, dass bei Fehlen des Sehnerven eine Einstülpung des Augenblasenstieles nicht stattfand. So giebt v. Duyse (189), der in einem Cyklopenauge bei genauester mikroskopischer Untersuchung nichts von einem Sehnerven finden konnte, an, dass die A. hyaloidea zu tief in den Bulbus eintrat. Es ist aber zu bemerken, dass die Gefäße im Sehnerven auch bei sonst guter Ausbildung desselben fehlen können, sodass die Aplasie des N. opticus nicht genügend erklärt erscheint. Auch in dem von mir (241) beschriebenen Falle von kleiner Orbitalcyste war von einem Sehnerven nichts zu finden.

Markhaltige Fasern in der Retina. Dieselben werden im allgemeinen zu den angeborenen Bildungsanomalien der Netzhaut gerechnet, und es ist wohl auch kein Zweifel, dass die Anlage dieser Abnormität eine kongenitale sein muss. Wenn wir aber fragen, ob die markhaltigen Fasern bei der Geburt bereits vorhanden sind, so ist dies von vornherein äußerst unwahrscheinlich. Wir wissen, dass die Markbildung vom Centrum nach der Peripherie fortschreitet, ferner, dass das periphere Ende des Sehnerven beim Neugeborenen noch sehr wenige Markfasern enthält. Daraus ist zu schließen, dass die Markscheiden in der Netzhaut noch später entstehen werden. Prüft man die Frage beim Kaninchen, so ergiebt sich, dass die Netzhaut des neugeborenen Tieres vollständig der Markflügel entbehrt, dass dieselben zu der Zeit, wo das Tier die Augen öffnet (10. Tag), noch ganz klein sind und erst im Laufe der ersten drei Lebenswochen annähernd die definitive Form erlangen. Aus anderen Untersuchungen wissen wir aber, dass zu der Zeit, wo die Augen geöffnet werden, der Sehnerv des Kaninchens die Markreife erlangt hat. Wir können daraus mit Wahrscheinlichkeit schließen, dass auch beim Menschen markhaltige Nervenfasern in der Netzhaut bei der Geburt noch nicht vorhanden sein können. Eine nähere Besprechung dieser Anomalie gehört wohl nicht hierher.[1]

Außer den geschilderten finden sich in der Litteratur noch vereinzelte Beispiele angeborener Anomalien an Papille, Netzhaut und Chorioidea, welche kurz erwähnt werden sollen. Purtscher (183) beobachtete eine partielle Niveauerhebung des unteren Teiles einer sonst normalen Papille um $^2/_3$ mm.

---

1) Über meine hier erwähnten Untersuchungen behalte ich mir etwas genauere Mitteilungen vor.

Eine ganz rudimentäre Papille in dem rechten Auge eines an angeborener Katarakt operierten, amblyopischen Knaben beschreibt MAGNUS (184) und giebt eine Abbildung des Befundes.

EVERSBUSCH (54) teilt eine ganz seltene Form von Missbildung der Sehnervenpapille mit, die vielleicht eine sehr ungewöhnliche Form von Colobom am Sehnerveneintritte darstellt. Kompliziert war die Anomalie durch ungewöhnlich reichlich entwickelte, markhaltige Fasern der Netzhaut und ein Convolut von beweglichen Fäden im Glaskörper. Eine mit diesem Befund verwandte Missbildung schildert DERSHAWIN (187).

BIRNBACHER (51) sah umschriebene, halbkugelförmige Erhebung von 5 mm Höhe entsprechend der Maculagegend an beiden Augen eines von Kindheit an schwachsichtigen Individuums. Eine Erklärung ist nicht versucht.

MAGNUS (185) bildet eine Macula (richtiger Fovea centralis) mit dem bekannten Reflexringe ab, welche vollkommen weiß war und nur in der Mitte ein rotes Pünktchen zeigte. Die Papillen waren atrophisch. Der Befund war doppelseitig und angeboren. Nach $^1/_4$ Jahr keine Änderung.

Als Naevi der Chorioidea betrachten LAWFORD (186), HORROCKS (182) und LINDSAY JOHNSON (74) Gefäßknäuel, wie sie letzterer in einigen seiner Fälle von »extrapapillären Colobomen« gesehen hat. Mit diesen Befunden hat nach der Abbildung entschiedene Ähnlichkeit der Fall von FUCHS (181). Die Deutung dieser Fälle entbehrt noch der nötigen Sicherheit.

§ 20. Von angeborenen Anomalien der Bindehaut erwähne ich das Pterygium; ferner eine eigentümliche Bildung, die SCHAPRINGER (190) als »Schürze der Lidbindehaut« beschreibt. Bei umgeklapptem, oberem Lide tritt eine Schleimhautduplicatur zu Tage, welche ihre Basis in der Übergangsfalte hat und parallel dem Lidrande an der Conj. tarsi sich ansetzt. Mehrfach konnte man eine Sonde eine Strecke weit unter dieselbe schieben.

§ 21. Die angeborenen Anomalien der Linse mit Ausnahme des oben geschilderten Linsencolobomes werden nach Vereinbarung mit Herrn Prof. HESS von diesem in dem Abschnitte »Krankheiten des Linsensystems« beschrieben werden. Es sei hier deshalb nur auf jene Arbeit verwiesen.

III. Missbildungen, welche den ganzen Bulbus betreffen.

§ 22. Mikrophthalmus congenitus. Schon normale Augen neugeborener Kinder zeigen erhebliche Größenunterschiede; bleibt die Größe des Auges nun wesentlich hinter dem physiologischen Durchschnittswerte zurück, so sprechen wir von Mikrophthalmus. Es wird also gegebenen Falls bis zu einem gewissen Grade willkürlich sein, ob wir diese Anomalie diagnostizieren wollen, wenn das Auge außer der auffallenden Kleinheit keine Anomalie zeigt. Dies trifft aber nur für ganz wenige der unter jener Bezeichnung beschriebenen Fälle zu. Die Mehrzahl ist mit

erheblichen Störungen in der Beschaffenheit der inneren Teile des Auges behaftet, welche vielleicht die Ursache der Kleinheit sind oder wenigstens die gleiche Ursache haben wie diese. Diese Fälle stehen mit dem Colobom in sehr naher Beziehung. Wieder andere tragen so deutlich die Spuren abgelaufener, schwerer Erkrankung an sich, dass die abnorme Kleinheit als Verkleinerung, als Phthisis bulbi gedeutet werden muss. Die Bezeichnung Mikrophthalmus, welche sich nur auf ein besonders in die Augen fallendes Symptom bezieht, umfasst also prinzipiell verschiedene Krankheitsbilder und wird nur deshalb für die angedeuteten Gruppen beibehalten, weil dieselben, wie aus der weiteren Schilderung hervorgehen wird, derartige Übergänge ineinander zeigen können, dass die Entscheidung, in welche Gruppe der einzelne Fall einzuordnen ist, besonders wenn nur klinische Untersuchung möglich ist, sehr schwierig sein und der subjektiven Beurteilung des einzelnen Beobachters erheblichen Spielraum gewähren kann.

Öfters ist der Mikrophthalmus verbunden mit Orbitalcysten; obgleich diese Fälle in engster Beziehung zu dem Mikrophthalmus mit Colobom stehen, sollen sie doch wegen des ungewöhnlichen klinischen Krankheitsbildes im Verein mit dem sogenannten Anophthalmus mit Cystenbildung gesondert besprochen werden.

Ist der Bulbus abnorm klein, so zeigt auch seine Umgebung gewisse auffallende Anomalien, kurze enge Lidspalte, schmale Lider, eine engere Augenhöhle sind meist vorhanden. Das obere Lid kann nur unvollständig gehoben werden (Blepharoptosis congenita). Dieses sowie die Verkürzung des Lides hat seinen Grund darin, dass durch die mangelhafte Wölbung und Spannung des oberen Lides der Kontraktionseffekt des Levators beeinträchtigt wird, gerade wie wir es nach Enucleationen sehen, wo die Funktion des Muskels durch Einsetzen eines Glasauges wiederhergestellt werden kann. Besonders auffallend tritt dies Verhältnis hervor, wenn der Mikrophthalmus einseitig ist, was durchaus nicht selten gesehen wurde.

Außer der Kleinheit der Orbita der mikrophthalmischen Seite wurde auch eine solche an der betreffenden Gesichts- und Schädelhälfte, ja an der ganzen Körperhälfte beobachtet, wie es besonders auffallend bei dem Patienten Rählmann's (116) hervortrat. Mikrocephalie, Idiotie, Taubheit kamen verhältnismäßig oft mit Mikrophthalmus vor, außerdem zahlreiche andere Missbildungen des Körpers, die im wesentlichen mit den beim Colobom angeführten übereinstimmen.

Die Beweglichkeit des kleinen Bulbus ist stets erhalten, woraus man auf annähernd normales Verhalten der Muskulatur schließen darf. Sehr oft wurde Nystagmus, häufig Strabismus gefunden.

Die Größenverhältnisse bei mikrophthalmischen Augen sind außer-

ordentlich wechselnd. Bei der Beurteilung der Größe am Lebenden ist man übrigens Täuschungen ausgesetzt, indem die Größe des hinteren Abschnittes bei starker Abflachung des vorderen unterschätzt, bei sehr tiefer Lage des Bulbus zu groß angenommen werden kann. Der geringste Grad von Mikrophthalmus ist durch Verkleinerung der Cornea — Mikrocornea — gegeben, bei den höchsten Graden hat der Bulbus etwa Erbsengröße; hier ist schon der Übergang zum sogenannten Anophthalmus gegeben; eine scharfe Grenze zwischen beiden Zuständen giebt es, wie wir sehen werden, nicht.

Die Cornea, welche fast immer erheblich hinter der normalen Größe zurückbleibt und meist abgeflacht ist, kann vollkommen klar sein, zeigt aber oft Trübungen in Gestalt von Zungen oder Streifen, welche vom Rande hineinragen, in anderen Fällen ist der ganze Randteil undurchsichtig, sodass es den Eindruck macht, als sei die Sclera abnorm weit vorgeschoben. Auch vollkommen getrübte und vascularisierte Hornhäute wurden beschrieben, ja manchmal war überhaupt nichts Bestimmtes von einer Cornea nachzuweisen. Die vordere Kammer ist meistens eng, die Linse in der Mehrzahl der Fälle getrübt, manchmal geschrumpft und luxiert. Sehr oft wird beim Mikrophthalmus typisches Iriscolobom gefunden. Das gleichzeitig häufig vorhandene Chorioidealcolobom ist oft wegen der Katarakt klinisch nicht sicher nachweisbar. Auch Sehnervencolobom und Art. hyal. persistens wurde, wie schon angeführt, mehrfach in Mikrophthalmen gesehen.

Selten trifft man ein leidliches Sehvermögen, während die Lichtempfindung häufig normal ist; in anderen Fällen besteht Amaurose. Die Erklärung für diese Verschiedenheit liegt zum Teil in dem Verhalten der brechenden Medien, zum Teil ist sie durch Anomalien der inneren Teile bedingt, welche besonders die anatomischen Untersuchungen aufklären.

Seltene, aber wohlverbürgte Beobachtungen (z. B. Arlt, 202) lehren, dass mikrophthalmische Augen im späteren Leben noch sehr erheblich wachsen können. So erwähnt er einen Fall, in welchem die Augen bei der Geburt die Größe von Zuckererbsen hatten, während einige Jahre später das eine etwa die halbe, das andere zwei Drittel der Größe eines normalen Auges besaß. Umgekehrt wurde auch eine weitere Verkleinerung im extrauterinen Leben gesehen, was mit Recht als Zeichen einer fortschreitenden Phthisis bulbi gedeutet wurde.

Dass die Kleinheit der Augen die einzige Anomalie sein könne, wurde von Manz noch mit Recht angezweifelt; jetzt besitzen wir einzelne klinische und einen anatomischen Beweis für das thatsächliche Vorkommen:

Im Falle IV von Hess (62) handelt es sich um das mikrophthalmische rechte (links normal) Auge eines 53jährigen Mannes, in welchem außer einer eigentümlichen Katarakt und Fehlen des Pigmentes in der Chorioidea nichts Abnormes

gefunden wurde; »nach dem Zellreichtum der Gewebe zeigte das Auge den Typus des Neugeborenen«.

Martin (206) berichtet in seiner bei Eversbusch gearbeiteten Dissertation von einer Familie, in welcher 13 Individuen, die drei Generationen angehörten, unkomplizierten, doppelseitigen Mikrophthalmus besaßen. Sehschärfe und Gesichtsfeld waren bei sämtlichen normal oder erstere nur wenig herabgesetzt. Als einzige gleichzeitige Bildungsanomalie wurde mehrfach Epicanthus gefunden.

Hierher gehört wohl auch eine Beobachtung von Landesberg (204).

Eine Erklärung solcher Fälle ist bisher nicht gegeben worden. Dass »verminderte Bildungsenergie« die Ursache sei, ist nur eine Umschreibung der Thatbestandes. Wir können diese Anomalie wohl in Parallele setzen zu dem Vorkommen auffallender Kleinheit des ganzen Körpers ohne Beeinträchtigung der Funktionen desselben, wie sie ja auch bei mehreren Mitgliedern einer Familie vorkommt, ohne dass man einen Grund hat, von pathologischem Zwergenwuchs zu sprechen.

Sehr viel häufiger und wichtiger sind die übrigen Formen des Mikrophthalmus.

Nachdem Deutschmann (3) versucht hatte auf Grund seines bekannten Falles von Colobom[1]) alle sogenannten Hemmungsbildungen als Produkte intrauteriner Entzündungen zu erklären, glaubte man auch eine Zeit lang diese Auffassung für den Mikrophthalmus verallgemeinern zu sollen, besonders da auch bei ihm anatomisch entzündliche Veränderungen nachgewiesen wurden. Schon Krückow (195) hatte einen Fall beschrieben, in welchem auf der einen Seite Staphyloma corneae congenitum mit Fehlen der Linse (anat. Unters.), auf der anderen Mikrophthalmus, Corektopie und angeborene Hornhauttrübung bestand; der Bruder dieses Pat. war mit angeborenem Mikrophthalmus und Hornhauttrübungen behaftet; dazu kommen die Fälle von Höltzke (35), Thalberg (199), Tartuferi (37) u. a. Für gewisse Formen des Mikrophthalmus wurde der entzündliche Ursprung schon viel früher angenommen (Himly, 191, Heinrich Müller, 193, v. Graefe, I[143], Manz, I).

Die Reaktion gegen die Verallgemeinerung jener Annahme ging besonders von Hess aus, dem sich die meisten neueren Untersucher anschlossen, und bis heute steht die Frage besonders bei anatomischen Untersuchungen im Vordergrunde, ob im gegebenen Falle ein entzündlicher Ursprung angenommen werden darf oder nicht. Der einwandsfreien Entscheidung dieser Frage stehen gewisse Schwierigkeiten entgegen: Findet man in Mikrophthalmen entzündliche Veränderungen, so ist damit, besonders wenn die Augen erst im späteren Lebensalter zur Untersuchung kommen, nicht bewiesen, dass die Entzündung die Ursache des Mikro-

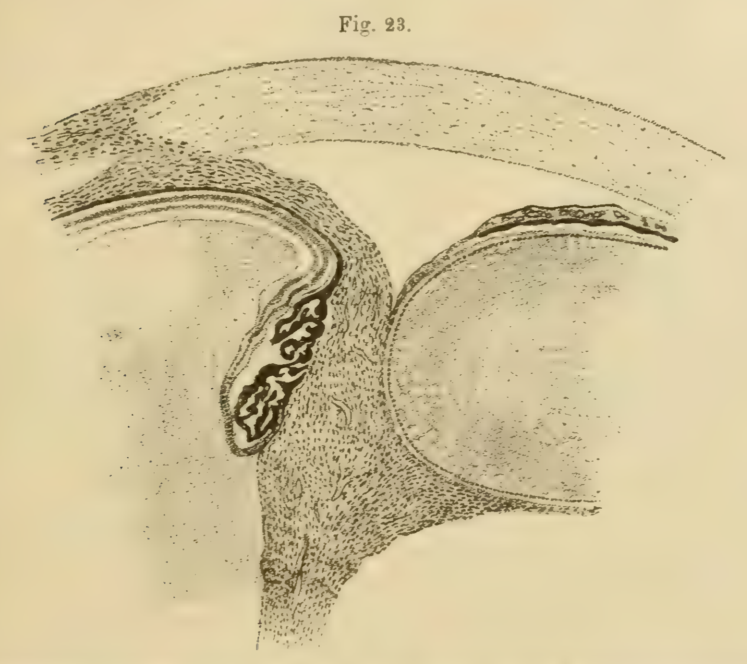
---

1) Es wird vielfach unrichtig citiert, dass dieses Kaninchenauge mikrophthalmisch war.

phthalmus war. Fehlen sie, so ist der Einwand nicht abzuweisen, dass eine früher vorhandene Entzündung sich spurlos zurückgebildet hat.

Was die anatomischen Befunde betrifft, so fanden sich in einer Anzahl von Fällen eigentümliche Stränge, welche die Arteria hyaloidea einschlossen und das Innere des Auges mit den dasselbe umhüllenden, mesodermalen Teilen in Verbindung setzten. Der Strang breitete sich an der hinteren Linsenfläche aus und überschritt den Äquator in verschiedener Ausdehnung, um sich mit der Bulbuswandung in Verbindung zu setzen (im Kammerwinkel, Ciliarkörper). Der Strang ging entweder von der Papille aus oder

Fig. 23.



Mikrophthalmus mit einem von der Papille zur Hinterfläche der Linse und zum unteren Kammerwinkel ziehenden Strang. Nach Hess (62).

durchsetzte unterhalb derselben die Bulbuswand. Er setzte sich aus Zellen mit länglichen Kernen zusammen, welche im allgemeinen parallel zu dem im Strange verlaufenden Gefäße angeordnet sind, sodass ein sehr regelmäßiger Aufbau entstehen kann, doch ist diese Regelmäßigkeit nicht immer so groß wie in den Hess'schen Fällen.

Ich habe die Präparate von Dötsch (211), Ginsberg (212) und des von Thier (172) als Cyclitis foetalis beschriebenen Falles gesehen. Meines Erachtens sind die Bindegewebsstränge, welche Gefäße des Linsensystems einschließen, in allen Fällen dieselben und mit denen von Hess, Hänel, Bach identisch.

In einzelnen Fällen wurde in denselben hyaliner Knorpel (de Vincentiis, 203, Hess, 62) und Fett gefunden, besonders in dem interessanten Falle von Lange (210).

Für die Erklärung des Mikrophthalmus ist die Auffassung dieser Stränge von wesentlicher Bedeutung. Da im Laufe normaler Entwicklung die Linsenkapselgefäße niemals von solchen relativ derben Gewebssträngen eingeschlossen werden, so macht Hess die Annahme, dass aus dem Mesoderm, welches im normalen Entwicklungsgange Glaskörper bildet, durch atypische Differenzierung jene Gebilde entständen. Das Vorkommen von hyalinem Knorpel und Fett wird als Metaplasie bindegewebiger Elemente gedeutet. Die Differenzierungsgrenze des in den Bulbus durch den Fötalspalt eingedrungenen und des denselben umgebenden Mesoderms ist zu Ungunsten des Glaskörpers verschoben, die mangelhafte Ausbildung des Glaskörpers trägt die Schuld am Kleinerbleiben des Bulbus, die derben Stränge, von denen man annehmen kann, dass ihre Wachstumstendenz eine beschränkte ist, können direkt mechanisch ein Wachstumshindernis für die übrigen Teile des Auges abgeben. So sieht man im Falle I von Hess, wie die vorwachsende Augenblasenwand an diesem Hindernis nach innen umgestülpt wird. So ist auch durch fehlendes Wachstum dieser Stränge die Lage der Linse erklärt worden, die in manchen Fällen in der Nähe der hinteren Bulbuswand gefunden wurde, z. B. Helmholtz (I 148), Arlt (I 12), Wallmann (I 33), Hess (62), Rählmann (116).[1]

Fig. 24.



Mikrophthalmus mit abnorm großer u. nach hinten verlagerter Linse. Nach Hess (62).

Auf der anderen Seite können gerade die Fälle, in welchen die mit dem Strange verbundene Linse so weit zurück verlagert ist, zu der Vorstellung führen, dass nicht fehlendes Wachstum, sondern Schrumpfung des Stranges die Ursache der Linsenektopie abgäbe. Damit würde sich die Annahme verbinden, dass die Stränge doch entzündlichen Ursprungs seien. Nimmt man einen in frühem Entwicklungsstadium sich abspielenden Entzündungsprocess an, so kann es da, wo Gefäße sind, zu Gewebsneubildung kommen, der Process kann, ohne sonstige Spuren zu hinterlassen, ablaufen und die Entwicklung des Auges im übrigen fortschreiten, wie es Leber neuerdings ausgesprochen hat. Anatomisch nachweisbare Veränderungen am Corp. cil. können später fehlen, weil dasselbe vielleicht zur Zeit jener Erkrankung noch gar nicht entwickelt war. Mesodermale Keime, aus

1) Einige der Fälle betreffen Mikrophthalmus mit Cystenbildung, müssen hier aber mit erwähnt werden.

welchen Knorpel wird, könnten einmal ins Innere des Bulbus gelangen, ihr Vorkommen im normalen Orbitalinhalt ist ja nachgewiesen.

Die Erkrankung, welche die ganze Augenanlage trifft, könnte zum Zurückbleiben derselben im Wachstum (Mikrophthalmus) und Entwicklungsstörungen im Bereiche des Fötalspaltes (Colobom) führen.

Die hier im Anschluss an Leber entwickelte Vorstellung wird heute von der großen Mehrzahl der Autoren nicht geteilt, vielmehr erfreut sich die Hess'sche weiter Verbreitung. Bei Annahme derselben fehlt uns nur ein Grund, warum sich das Mesoderm gegebenen Falles »atypisch« entwickelt.

Fast in allen untersuchten Mikrophthalmen finden sich Anomalien der Linse: Katarakt mit Schrumpfung, ja nahezu vollständige Resorption der Linse, sodass von derselben nur die Kapselblätter übrig waren (v. Grolman, 208, Vossius, 209, Lange, 210), endlich abnorme Größe und Lage der Linse. Die Ektopie der Linse wurde schon kurz erwähnt, die Verschiebung findet nicht nur nach hinten, sondern auch in anderer Richtung, z. B. nach oben statt.

Die abnorme Größe war am auffallendsten an den beiden Augen eines nahezu ausgetragenen Kaninchenfötus, den Bach (119) beschrieben hat. Die Augen zeigten allerdings gleichzeitig Orbitalcysten; da aber Bach auf dieselben hauptsächlich seine Erklärung des Mikrophthalmus stützt, erwähne ich den Befund schon hier. In einigen Mikrophthalmen fehlte die Linse ganz; die Annahme von Manz, dass sie in solchen Fällen gebildet und wieder zerstört sein dürfte, wird wohl für die meisten Fälle ihre Richtigkeit haben. Becker (207) hält es in dem seinigen für wahrscheinlich, dass die primäre Augenblase nur von unten, nicht von vorn eingestülpt wurde und dass es gar nicht zur Bildung der Linse gekommen sei. Diese Ansicht lässt sich auf Grund des Befundes (vollkommen kontinuierlicher Verlauf des Pigmentepithels im vorderen Bulbusumfang, Fehlen von Linse, Iris und Ciliarkörper) wohl verteidigen, wenn man auch schon annehmen müsste, dass am vorderen Pole Zellen der primären Augenblase, aus denen bei normaler Entwicklung Retina geworden wäre, sich zu Pigmentepithelien umgebildet hätten. Es ist ja auch bekannt, dass bei gewissen Tieren eine sekundäre Augenblase gebildet wird, ohne dass es zur Bildung einer Linse kommt. Indessen scheint es mir, dass eine sichere genetische Erklärung solcher Befunde kaum möglich ist.

Die neuerdings von Bach (119) ausgesprochene Hypothese, dass auch der Mikrophthalmus wie viele andere Missbildungen aus einer primären, abnormen Beschaffenheit und Größe der Linse zu erklären sei, ist meines Erachtens nicht genügend gestützt und legt, wie mir scheint, überhaupt zu grob mechanische Vorstellungen zu Grunde.

Es ist nun nachdrücklich hervorzuheben, dass bei einer ganzen Anzahl

der Mikrophthalmen, welche mit den geschilderten Strangbildungen behaftet und auf Grund der HESS'schen Anschauung erklärt werden konnten, zahlreiche anatomische Veränderungen gefunden wurden, welche nur als Zeichen ausgesprochener Entzündung gedeutet werden können. Zum Teile sind diese Veränderungen sicher intrauterin entstanden (z. B. LANGE), in anderen Fällen lässt es sich nicht immer ausschließen, dass sie späteren Ursprungs sind, z. B. FALCHI (201). Erfahren wir doch z. B. mehrfach, dass schleichende Entzündungen mit spontaner oder Druckempfindlichkeit die Anzeige für die Enucleation abgaben. Zu den entzündlichen Veränderungen rechne ich im Gegensatze zu HESS die Vascularisation der Cornea[1], weil dieselbe nach LEBER's und SCHÖBL's Untersuchungen während der ganzen Entwicklungszeit gefäßlos ist. Ferner gehören dahin ausgedehnte glashäutige Neubildungen an Iris und Kammerwinkel, hintere und vordere Synechien, Netzhautablösung, Drusen der Glaslamelle, chorioretinitische Herde, Knochenneubildung, Retinitis pigmentosa. Was die Deutung dieser Dinge betrifft, so liegen die Verhältnisse ähnlich wie beim Colobom. Handelt es sich um sekundäre Entzündungen in Mikrophthalmen oder um primäre Entzündungen, die zu Mikrophthalmus führten? Ist die Persistenz jener Stränge durch intraoculare Entzündung begünstigt, oder schafft die Persistenz abnorme Ernährungsverhältnisse, welche die Ausbildung von Entzündung begünstigen? Einwandsfrei werden diese Fragen kaum zu beantworten sein, indessen ist zu betonen, dass die Bildung jener Stränge wohl in eine sehr frühe Bildungszeit verlegt werden muss, während die entzündlichen Veränderungen den gleichen Charakter haben wie in Augen Erwachsener.

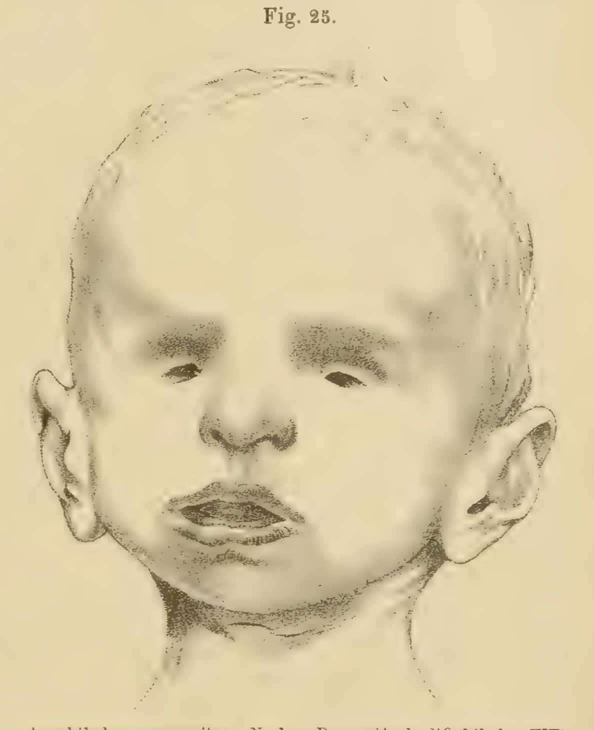
Klarer sind diejenigen Fälle, in welchen man kaum einen Zweifel hat, dass die Kleinheit des Auges auf einer Schrumpfung, einer angeborenen Phthisis bulbi beruht. Dahin ist wohl zu rechnen der Fall von HEINRICH MÜLLER (193), ferner Fälle von A. v. GRAEFE (I[143]), SCHAUMBERG (196) (links überhaupt kein Bulbus zu fühlen, rechts Phthisis nach Iridocyclitis, der Bulbus wurde nach der Geburt noch kleiner), Fall VII und VIII desselben Autors, HIRSCHBERG (197), MOOREN (31) (wahrscheinlich hierher gehörig, aber wegen lapidarer Kürze unbrauchbare Angaben), THALBERG (194) IV. Fall, MAGNUS (200) Fall I und IV wohl dahin zu rechnen, RIVAUD-LANDRAU (192), DURLACH (198), SAMELSOHN (1), DEUTSCHMANN (2), BROWN-SÉQUARD (4), ferner v. HIPPEL (118) (dieser Fall allerdings etwas kompliziert durch das wahrscheinlich vorhandene Aderhautcolobom).

Diese Beobachtungen bilden den natürlichen Übergang zu einer anderen Missbildung, dem sog.

1) Näheres bei den angeborenen Hornhauttrübungen.

§ 23. Anophthalmus. Wir besprechen hier zunächst die Form des sog. Anophthalmus, welche nicht durch gleichzeitige Cystenbildung kompliziert ist. Dabei ist zu betonen, dass das Vorhandensein solcher Cysten, wenn sie sehr klein sind, klinisch nicht immer erkennbar zu sein braucht. Die Missbildung ist erheblich häufiger doppelseitig, wenn auch das einseitige Vorkommen nicht besonders selten genannt werden kann. Ich habe 64 Fälle von doppelseitigem und 23 von einseitigem Anophthalmus gesammelt, wobei mir wohl noch der eine oder andere Fall entgangen sein wird. In denjenigen, wo der Anophthalmus einseitig war, ergab sich am anderen Auge 15 mal normales Verhalten, viermal Mikrophthalmus, einmal Colobom der Iris uud Chorioidea, einmal hochgradige Hyperopie, Schwachsichtigkeit und Nystagmus, einmal war die Sehnervenscheibe etwas graulich, sonst normales Verhalten, einmal fehlen nähere Angaben.

Fig. 25.



Anophthalmus congenitus. Nach v. Duyse (Arch. d'Ophthalm. XIX).

Abgesehen von einigen seltenen Fällen, wo auch die Anhänge des Auges äußerst mangelhaft entwickelt waren, lauten die ziemlich übereinstimmenden Befunde bei Anophthalmus dahin, dass hinter einer etwas verengerten, geschlossenen oder wenig geöffneten Lidspalte eine größere oder kleinere, konische Höhlung lag, welche, von einer weichen, rötlichen Haut ausgekleidet, den Conjunctivalsack vorstellte. Am Grunde desselben zeigte sich öfters, von der Bindehaut überzogen, eine kleine, rundliche Hervorragung, ein weißlicher Knoten, »zahnfleischartige Masse« von unregelmäßiger, höckeriger Oberfläche und meist weicher Konsistenz. Manchmal war nur eine kleine härtere Stelle in der Tiefe zu fühlen, in anderen Fällen fehlte aber auch diese, und selbst die Sektion ergab außer einer die Rückseite der Conjunctiva bedeckenden, fibrösen Haut kein Rudiment eines

Bulbus. Indessen fehlt in den meisten Fällen eine genaue mikroskopische Untersuchung des Orbitalinhaltes, welche natürlich allein imstande ist, zu entscheiden, ob Reste eines Bulbus vorhanden sind oder nicht. Schon unter den älteren, von Manz verwerteten Fällen ist einer von Seiler (183) zu nennen, in welchem ein unverkennbarer kleiner Augapfel nachgewiesen werden konnte. Unter den neueren, genau untersuchten Fällen ist einer von Michel (215) besonders hervorzuheben, in welchem auch die mikroskopische Untersuchung keine sicheren Bestandteile des Bulbus, sondern nur ein an der Spitze des Conjunctivalsackes gelegenes Stückchen hyalinen Knorpels nachwies. In den anderen histologisch untersuchten Fällen von Anophthalmus, sowohl mit als ohne Cystenbildung, wurden regelmäßig deutliche Rudimente von Augäpfeln gefunden.

Die Lider sowie die Orbita fehlten nur ganz selten vollständig (Vicq d'Azyr (190), Seiler), zeigten aber fast stets abnorme Kleinheit. Die Lider waren meist sehr niedrig, manchmal nur als kurze Hautfalten vorhanden, die Lidspalte enger als normal. Mehrfach bestand ein ausgesprochenes Ankyloblepharon. Die Cilien sind meist vorhanden, aber spärlich, die Thränenpünktchen waren mehrmals verschlossen. Waren die Lidränder frei, so waren sie gewöhnlich, wie auch sonst bei mangelndem Bulbus, etwas nach einwärts geschoben, öfters auch musste die Lidspalte, um zur Ansicht der Bindehaut zu kommen, erst künstlich geöffnet werden. Wichtig ist es, dass man mehrfach bei der Geburt ausgesprochene, ja manchmal floride Eiterung aus dem Conjunctivalsack gesehen hat. Es sind dies die Fälle von Wicherkiewicz (216), Braun (220), Kroll (217), Hilbert (219), Durlach (198) und v. Hippel (118).

Im letzteren wurde durch die allerdings erst sieben Wochen nach der Geburt bei noch fortbestehender eitriger Absonderung ausgeführte bakteriologische Untersuchung eine Reinkultur von nichtvirulenten Pneumokokken aus dem Conjunctivalsekret gezüchtet.

Die Augenmuskeln waren in der Regel vorhanden; dass dabei der eine oder andere derselben nicht regelmäßig aufgefunden werden konnte, kommt wenig in Betracht. Ursprung und Verlauf derselben waren ziemlich die normalen, die Insertion geschah entweder an dem vorhandenen Bulbusrudiment oder an der hinter der Conjunctiva gelegenen, fibrösen Membran. War der Anophthalmus einseitig, so wurden fast stets[1] in der Tiefe des Conjunctivalsackes Bewegungen gesehen, welche mit denen des anderen Auges gleichzeitig stattfanden; auch bei doppelseitigem Anophthalmus waren deutliche Muskelkontraktionen festzustellen. Die Thränendrüse war fast immer vorhanden. Wo die Muskeln vorhanden waren, fehlten auch die

---

1) Landesberg (204) giebt Bewegungslosigkeit auf der anophthalmischen Seite in einem Falle an.

dazu gehörigen Nerven fast nie. **Bartscher** (I [131]) giebt Fehlen des Oculomotorius an. Außerdem fehlte in seinem Falle sowie in dem **Gradenigo**'s (I [122]) das Ganglion ciliare, bei letzterem auch die kurzen und langen Ciliarnerven.

Die Orbita war fast stets erheblich enger als normal, doch giebt es auch Ausnahmen, die besonders bemerkenswert sind, wenn es sich um einseitigen Anophthalmus handelte, z. B. **Meyer** (214). Das Foramen opticum wurde verengert oder völlig obliteriert gefunden.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Sehnerven: wo genauere Angaben vorliegen, existiert er entweder als ein zarter Bindegewebsfaden oder er fehlt vollständig. Mehrfach ist der proximale Teil des Sehnerven bis zum Foramen opticum in nahezu normaler Ausbildung vorhanden und geht hier in einen zarten Bindegewebsfaden über; in anderen Fällen fehlen die Optici vollkommen, auch das Chiasma und die Tractus wurden mehrmals vermisst, oder die letzteren waren als ganz schmale Leisten erkennbar, in anderen Fällen scheinen sie vorhanden gewesen zu sein. Die Sehhügel sowie die Vierhügel fehlten oder waren abnorm klein. Ferner wird vom Fehlen des Corp. geniculatum externum und des Balkens, von sehr unregelmäßiger Verteilung der Hirngefäße, von Verschmelzung beider Hirnhälften zu einer, vom Fehlen des Olfactorius auf beiden oder einer Seite, der ersten sechs Nervenpaare in einem Falle (**Klinkosch** (I [127]) berichtet. Unter den älteren Mitteilungen über einseitigen Anophthalmus sind noch von erheblicherem Interesse die Fälle von **Klinkosch** und **Rudolphi** (I [128]), weil in diesen Lider und Orbita fehlten, sodass die Stirnhaut direkt über die Augengegend auf die Wange zog.[1] Bei **Rudolphi** waren auch die gleichzeitigen Gehirn- und Schädelanomalien einseitig.

Vollständiges Fehlen der Orbitalknochen wurde von **Seiler** bei einem anophthalmischen, noch mit zahlreichen anderen Defekten behafteten Monstrum gesehen.

Entstehung des Anophthalmus. Zwei Möglichkeiten sind es im wesentlichen, welche für die Erklärung des Anophthalmus in Frage kommen: Entweder die Anlage des Auges ist überhaupt unterblieben oder das Auge ist zu irgend einer Zeit des embryonalen Lebens wieder mehr oder weniger vollständig zu Grunde gegangen.

Dass die Ausstülpung der Augenblase unterbleiben kann, beweist, wie mir scheint, einwandsfrei eine Beobachtung, die **Hess** (6) an einem Hühnerembryo gemacht hat, dessen eine Augenblase völlig normal ausgebildet war, während von der anderen keine Spur gefunden wurde. Es ist aber in hohem Grade zweifelhaft, ob ein Ausbleiben der Augenanlage die klinischen

1) Solche Fälle dürften wohl heute als Kryptophthalmus mit rudimentärem Bulbus zu deuten sein.

Beobachtungen von Anophthalmus zu erklären vermag. Dies könnte wohl höchstens für die seltenen Fälle zutreffen, in welchen auch Augenhöhle und Lider fehlten. Denn wo dieselben, wie es ja für die übergroße Mehrzahl der Fälle zutrifft, vollkommen ausgebildet waren, ist es nach unseren entwicklungsgeschichtlichen Vorstellungen schwer denkbar, dass eine Augenanlage gefehlt haben soll. Auch die Fälle, in welchen kein Bulbusrudiment mehr gefunden wurde, können nicht als strikte Gegenbeweise gelten. Der Satz von Manz: »Wenn wir in Betracht ziehen, bis zu welchem Grade der Verkümmerung eine durch irgendwelche innere Desorganisation herbeigeführte Phthisis eines völlig ausgebildeten Bulbus führen kann, welchen schließlich nur seine derbe Sclera vor völliger Vernichtung bewahrt, so liegt es nahe, die letztere für einen noch wenig herangewachsenen als sehr möglich anzusehen«, hat noch volle Gültigkeit.

Ist die Anlage der Nebenorgane vor sich gegangen, so werden dieselben sich auch weiterentwickeln können, wenn das Auge zu Grunde geht, gerade wie letzteres sich weiter ausbilden kann bei Zugrundegehen des Gehirns (Anencephalie), wenn es erst in seiner Entwicklung eine gewisse Unabhängigkeit erlangt hat.

Die Defekte in der centralen optischen Bahn, wie sie beim Anophthalmus gefunden wurden, können wohl als sekundäre Degeneration gedeutet werden. Wo gleichzeitig ausgedehnte Defekte am Gehirn getroffen werden, kann man eine Parallelstörung an Gehirn und Auge annehmen.

Wodurch die Augenanlage zu Grunde geht, ist für den einzelnen Fall natürlich selten zu entscheiden; dass es sich dabei meistens um fötale Erkrankungen handeln dürfte, ist sehr wahrscheinlich. Nimmt man ein sehr frühzeitiges Zugrundegehen an, so könnte man an einen Hydrocephalus als Ursache denken, der seine Wirkung auf die Augenblase geltend machen könnte, solange sie mit dem Gehirn in offener Verbindung steht. Indessen ist mir kein Fall bekannt, der auch nur einigermaßen einwandsfrei beweisen würde, dass die primäre Augenblase zerstört wurde. Solange dieselbe besteht, ist ja doch auch von Orbita und Lidern noch nichts vorhanden; ginge sie also zu Grunde, so hätten wir die gleiche Schwierigkeit bezüglich der Ausbildung dieser Teile, als wenn die Augenblase gar nicht ausgestülpt worden wäre. Dass es in einer Anzahl von Fällen eitrige Entzündungen sind, welche zu den höchsten Graden der Phthisis bulbi führen, ist außerordentlich wahrscheinlich; der Fall Haab (218) zeigt, dass die Erkrankung zu einer Zeit eingetreten ist, wo sämtliche Teile des Auges gebildet waren, und die Fälle, in welchen man bei der Geburt noch Conjunctivaleiterungen fand, machen es nicht unwahrscheinlich, dass hier der Zerstörungsprocess in vorgerückterem Stadium des embryonalen Lebens stattfand.

Hoppe (221) bezweifelt zwar, dass in diesen Fällen die Eiterung schon aus der Fötalzeit datiert, und nimmt eine während oder nach der Geburt erfolgte

Infektion an. Auch meint er, dass eine eitrige Conjunctivitis nicht noch bei der Geburt bestehen könnte, wenn sie bereits die Ursache zur Vereiterung des Bulbus abgegeben hätte. Dass fötale Eiterungen vorkommen, scheint mir schon durch die Befunde angeborener Staphylome, adhärenter Leukome, Kryptophthalmus, Phthisi bulbi genügend sichergestellt; deshalb sehe ich auch keinen Grund zu so weitgehender Skepsis gegenüber allen Fällen, wo man die bei der Geburt beobachtete Bindehauteiterung als in der Fötalzeit entstanden angesehen hat. Wie lange eine solche fortbestehen und ob sie nicht recidivieren kann, können wir wohl kaum entscheiden.

Genauere Angaben über den Zeitpunkt der Zerstörung des Bulbus gestatten auch die anatomischen Untersuchungen nicht; denn es ist anzunehmen, dass die nach Ablauf des Krankheitsprocesses zurückgebliebenen Membranen noch weitere Entwicklungsphasen durchmachen können; dafür spricht das Vorkommen wohlpigmentierter Chorioidealstromazellen im Falle Haab's.

In ganz seltenen Fällen mag der Anophthalmus traumatischen Ursprungs sein. In dem einen Falle von Hoederath (213) hielt das betreffende Kind unmittelbar nach der Geburt und noch einige Zeit darauf die Hand auf die Lider der anophthalmischen Seite fest aufgedrückt. Wodurch diese offenbar schon im Uterus vorhandene Haltung erzwungen war, bleibt freilich unentschieden.

Sehr wohl denkbar ist es auch, dass abnorme Verhältnisse des Amnions durch Druck das Auge zerstören.

§ 24. Anophthalmus und Mikrophthalmus mit Orbitopalpebralcysten. Bei den typischen Fällen dieser Art, welche häufiger doppelseitig als einseitig sind, ist meistens von einem Bulbus nichts zu sehen, die Lidspalten sind eng, können wenig oder gar nicht geöffnet werden. Die unteren Lider sind von einem kugligen Tumor von wechselnder Größe vorgewölbt, welcher deutliche Fluktuation zeigt. Das Lid selbst ist vor demselben leicht verschieblich. Die Conjunctiva des unteren Lides pflegt leicht ektropioniert, das obere Lid dagegen einwärts gedreht zu sein, sodass die Cilien mit der Conjunctiva in Berührung kommen, wodurch ein Reizzustand unterhalten werden kann. Zieht man die Lider auseinander, so zeigt sich der Conjunctivalsack nach oben halbkuglig vorgewölbt, von einem Bulbus ist auch dabei oft nichts zu sehen, in anderen Fällen ist an dem Ende des Conjunctivalsackes ein kleiner, derberer Körper, der deutliche Bewegungen macht, zu sehen, oder man kann einen solchen bei genauem Palpieren fühlen; manchmal gelingt auch das nicht. Bei der anatomischen Untersuchung wurden stets Rudimente eines Auges gefunden, wie es bei der Art der Entstehung dieser Cysten auch kaum anders sein kann.

Als seltene Ausnahmen sind die beiden wichtigen Fälle typischer Orbitopalpebralcysten von Hess (102) und Ginsberg (240) anzusehen, in welchen

gleichzeitig ein wohlentwickeltes, nur mäßig verkleinertes Auge gefunden wurde. Durch Punktion wurde aus den Cysten in einigen Fällen eine klare, wässrige, manchmal leicht blutige, alkalische Flüssigkeit entleert, deren sonstige Eigenschaften uns hier nicht weiter interessieren, weil die anatomischen Untersuchungen uns inzwischen bessere Aufklärung über die Entstehung der Cysten gebracht haben, als es die Untersuchung des Inhalts konnte.

Was die so vielfach umstrittene Entstehungsweise dieser Cysten angeht, so kann heute als vollkommen sicher festgestellt die Thatsache gelten, dass sie in direkter Beziehung zu der Entwicklung des Bulbus stehen, mit dem die meisten durch mehr oder weniger weite Öffnungen verbunden sind und dessen Bestandteile sich in der Cyste wiederfinden. Letzteres konnte schon in einem Teile der Fälle sichergestellt werden, wo nur excidierte Stücke der Cystenwandung untersucht wurden. (Talko, 223, Dor, 225, Ewetzky, 227, Tillaux, 228, Rubinski, 230, Mayer, 229, Czermak, 231, Gallemaerts, 234).[1] Von entscheidender Bedeutung sind vor allem die Fälle, in welchen die Cyste im Zusammenhange mit dem Bulbus untersucht werden konnte (Arlt-Wallmann, I 16, Manz, 224, Kundrat, 226, Hess, 102, Mitvalsky, 233, Becker, 235, Lapersonne, 232, Fromaget, 237, Treacher Collins, 236, Bach, 119, Ginsberg, 240), und auch diese sind unter sich nicht gleichwertig.

Die anatomischen Untersuchungen beweisen ferner, dass zahlreiche Fälle, in welchen das klinische Bild der Orbitalcyste fehlte, doch zu unserem Krankheitsbilde gehören und als Anfangsstadien desselben gedeutet werden müssen. So gehören dahin vor allen Dingen die Fälle, in welchen am unteren Rande des Sehnerven eine halbkuglige Scleralektasie gefunden wurde, z. B. die Fälle Manz (82), Bock (48), Görlitz (111), die sich klinisch unter dem Bilde des sog. Sehnervencoloboms, anatomisch unter dem eines umschriebenen, hochgradig ektatischen Aderhautcoloboms darstellten, ebenso der Fall von Ginsberg, in welchem eine große Cyste vorhanden war, die sich aber klinisch nicht bemerkbar gemacht hatte; ferner Fälle wie die von Rindfleisch (5), Bernheimer (7) sowie von Mannhardt (114, 125).

Da der noch heute fortbestehende Streit über gewisse Punkte bei der Entstehung der Orbitalcysten an die Namen von Arlt und Kundrat anknüpft, so mag eine etwas ausführlichere Wiedergabe ihrer Ansichten gestattet sein.

Arlt (202) ging von der Beobachtung aus, dass beim Coloboma bulbi der Augapfel häufig klein bleibt und ersteres sehr häufig eine ausgesprochene Ektasie

---

[1] Die Deutung der Fälle von Dor (225), Chlapowski (222) und Talko (223) ist von Mitvalsky (233), dem ich mich in diesem Punkte durchaus anschließe, als unrichtig nachgewiesen worden.

zeigt. Er deutet den ersten von ihm beobachteten Fall unserer Anomalie als den höchsten Grad jener Missbildung, wobei die Ektasie eine so enorme geworden, dass der Bulbus nur noch als kleiner Appendix an dem zur Cyste gewordenen Colobom säße. Der fehlende Verschluss der Fötalspalte sei die Ursache, die Spalte dürfe sich, damit unsere Anomalie zustande komme, auch im vordersten Teile nicht schließen.

Die anatomischen Befunde Wallmann's dienten dieser Auffassung als Stütze.

Kundrat's (226) Beobachtung ist die folgende: Die Innenräume der sehr kleinen Augäpfel sind fast ganz von der Linse erfüllt, außerdem findet sich darin ziemlich normales Pigmentepithel, Retina und Chorioidea. Nach unten steht die intrabulbäre Retina durch einen vor dem Sehnerven gelegenen Spalt in Verbindung mit multiplen Cystenräumen, welche von einer gliomatösen Masse ausgekleidet und von einem embryonalen Gewebe, in welchem hyaliner Knorpel vorkommt, umgeben sind. Dieses embryonale Gewebe hält Kundrat für die nicht verwendete Glaskörperanlage. Er stellt sich die Sache so vor, dass die primäre Augenblase zunächst bis ans Ektoderm reichte, so dass sich die Linse einstülpen konnte, dass aber dann durch eine Entwicklungshemmung im Wachstum des Augenblasenstieles die Augenblase zurückgehalten wurde, so dass es gar nicht zur Einstülpung des Glaskörpers kam. Vielmehr wucherte der distale Teil der Augenblase in das umgebende Mesoderm hinaus und bildete sich zu den cystischen Hohlräumen um.

Der wesentlichste Gegensatz der Arlt'schen und Kundrat'schen Auffassung liegt darin, dass nach der ersteren die Cystenbildung durch Offenbleiben des ganzen Fötalspalts der sekundären Augenblase entsteht, nach der letzteren aus der primären Augenblase, die von unten gar nicht eingestülpt wird, hervorgeht.

Zur Würdigung dieser und der an sie anknüpfenden Theorien ist eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten anatomischen Befunde notwendig.

Die Cysten stehen mit dem Bulbusraum durch einen Kanal mit mehr oder weniger weiter Öffnung im Zusammenhang. Ihre Wand wird außen von Bindegewebe — einer Fortsetzung des scleralen — gebildet, die innere Auskleidung besteht aus einem oder den beiden Blättern der sekundären Augenblase, welche wenig oder sehr hochgradig verändert angetroffen wurden. Die Chorioidea fehlt entweder ganz in der Cystenwand oder ist nur in der nächsten Nähe des Verbindungskanals nachweisbar. Eine äußere, bindegewebige Umhüllung der Cyste kann auch fehlen (Lapersonne, 232, v. Hippel, 241).

Aus dem äußeren Blatte der sekundären Augenblase kann nun, wie Hess gezeigt hat, ein unpigmentiertes, eigentümlich geschichtetes, zelliges Gewebe hervorgehen, welches die innere Auskleidung der Cyste bildet. Ein gleiches ist zweifellos öfters an excidierten Wandstücken gesehen, aber nicht richtig gedeutet worden. Die Netzhaut selbst kommt in den Cysten teils

in derselben Lagerung ihrer Schichten wie im Bulbus vor, der kontinuierliche Übergang an der Verbindungsstelle ist deutlich erkennbar, oder sie findet sich in der Cyste in sogenannter »perverser« Anordnung, d. h. die Stäbchenzapfenschicht ist nach dem Lumen der Cyste gerichtet. Die Struktur der in der Cyste befindlichen Retina entfernt sich manchmal wenig von der Norm, es kommen aber auch die verschiedensten Grade von Veränderung derselben vor. Der Glaskörper erstreckt sich durch den Verbindungskanal öfters in das Lumen der Cyste hinein. Die kleinste, bisher beschriebene Orbitalcyste ist die im Falle I von Bach (119), wo sich ein abgeschnürtes Stück Netzhautgewebe zwischen Sehnerv und Duralscheide desselben fand.

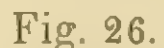


Fig. 26.



Orbitopalpebralcyste. Nach Hess (102).

Die Bulbi, an welchen die Cysten hingen, waren in ihrer Ausbildung sehr ungleich. Die Größenverhältnisse wurden schon besprochen; was die Einzelheiten anbetrifft, so fanden sich in einer ganzen Anzahl der Fälle sämtliche Bestandteile der wohlentwickelten sekundären Augenblase im Inneren des Bulbus, während in anderen, z. B. Mitvalsky (233), der Bulbus unten in ganzer Länge offen war und die eigentliche Retina in seinem Inneren vollständig vermissen ließ, ebenso den Glaskörper. Ein Linsenrudiment befand sich innerhalb der Sclera (?).

An den Augen, in welchen es zur vollkommenen Bildung der sekundären Augenblase gekommen war, lag die Linse mehrmals abnorm weit

nach hinten, fixiert durch die beim Colobom und Mikrophthalmus schon mehrfach beschriebenen Strangbildungen. Letztere hatten den Verschluss der Fötalspalte an umschriebener Stelle verhindert.

An der stark verkleinerten Cornea der verkümmerten Bulbi wurde öfters Vascularisation und zellige Infiltration beschrieben.

Die Erklärungsversuche der Autoren haben an die oben geschilderten Ansichten Arlt's und Kundrat's angeknüpft. Mitvalsky versuchte noch 1892 sämtliche bis dahin mitgeteilten Fälle so zu erklären, dass er eine Entstehung der Cysten aus der primären Augenblase annahm. In einem Teile der Fälle sollte überhaupt keine Einstülpung derselben von unten, in einem anderen nur eine solche des vorderen Teils der distalen Augenblasenwand stattgefunden haben, während der vor dem Augenblasenstiel befindliche uneingestülpt blieb und zur Cyste ausgedehnt wurde. Den wichtigsten Beweisgrund für diese Annahme bildete der Befund der »pervers« angewachsenen Netzhaut in der Cyste, woraus nach Mitvalsky und anderen mit absoluter Sicherheit die Entstehung aus der primären Augenblase folgen soll. Schon damals war die von Mitvalsky versuchte Verallgemeinerung unstatthaft gegenüber den Befunden von Hess (102) und Rindfleisch 5), und in neuerer Zeit ist die Zahl der Fälle noch größer geworden, in welchen beide Blätter der sekundären Augenblase in derselben Anordnung wie im Bulbus in der Cyste nachgewiesen werden konnten. Diese Fälle sind natürlich mit der Kundrat-Czermak-Mitvalsky'schen Theorie unvereinbar, und es fragt sich nur, ob die perverse Lagerung der Netzhaut im Sinne jener entscheidend ist. Ich schließe mich der Auffassung von Gallemaerts (234) und Bach (119) an, dass eine solche Lagerung auch zustande kommen kann, wenn wir die Cyste aus der sekundären Augenblase entstehen lassen. Die Netzhaut kann dabei nach Art eines Handschuhfingers umgestülpt werden und so zu ihrer perversen Lage kommen. Die abgelöste Netzhaut kann auch mehr oder weniger aus dem Bulbusinneren in die Cyste hineingedrängt werden und so im Inneren des Bulbus schließlich fehlen: Es erscheint mir somit nicht einmal sicher erwiesen, dass die Mitvalsky'sche Auffassung für einen Teil der beobachteten Fälle zutrifft.

Die Arlt'sche Auffassung hat sich insofern als unrichtig erwiesen, als es zum Zustandekommen der Cysten durchaus nicht notwendig ist, dass der Fötalspalt in ganzer Ausdehnung offen bleibt, ja es ist sogar möglich, dass sich eine Cyste ausbildet, wenn die Spalte sich vollständig geschlossen hat.

Die Sache verhält sich geradeso wie beim Colobom. Wie man dort in den Fällen, in welchen im ganzen Bereiche des Coloboms die Retina vorhanden ist, kein Ausbleiben des Verschlusses der Spalte annehmen kann, so liegt es auch hier, wenn die Cystenwand von Abkömmlingen des Pigmentepithels und der Retina gebildet ist. Die Orbitalcysten sind eben nichts

anderes als hochgradig ektatische Colobome. So wie man bei der Erklärung des Coloboms die primäre Störung in das Kopfplattengewebe verlegt hat, so ist dies auch für die Orbitalcysten durchzuführen. Ungenügende Entwicklung des Mesoderms an der Stelle des Fötalspaltes führt zu mangelnder Resistenz der Sclera und cystischer Ektasierung desselben. Es kann auch an entzündliche Erkrankung der mesodermalen Teile mit sekundärer Verdünnung gedacht werden. Ginsberg (240) sucht dies in folgender Weise auszuführen:

Wenn an der fertig gebildeten Augenblase Ektodermfalten durch das Mesoderm (vielleicht infolge entzündlicher Vorgänge) abgeschnürt werden, so kann sich an diesen Stellen Aderhaut und zum Teil Sclera nicht entwickeln, das innere Blatt der Augenblase hat an diesen Stellen keine Unterlage und wird durch den intraocularen Druck in die Cyste gedrängt. Solche Abschnürungen finden sich in dem Ginsberg'schen Falle am Sehnerven; auch die Mikrogyrie am Gehirn kann auf solche zurückgeführt werden; ähnliche Abschnürungen an Gehirn und Auge kommen in dem Virchow-Bernheimer'schen Falle vor. Ginsberg weist dann darauf hin, dass bei Annahme dieser Hypothese auch der Hess'sche und sein eigener Fall aus einer Störung erklärt werden könnten, welche bereits die primäre Augenblase betraf. Findet eine solche Abschnürung an dem Teile der Augenblase statt, gegen welchen die Einstülpung erfolgen soll, so kann sich trotzdem die sekundäre Augenblase ungestört bilden; erfolgt die Abschnürung hingegen an einem Teile der Wand, welcher eingestülpt werden sollte, so wird die Einstülpung verhindert, und es können Befunde wie im Falle Mitvalsky resultieren. Diese Möglichkeit ist zwar theoretisch zuzugeben, die Wahrscheinlichkeit aber, dass die Cysten sich erst aus der sekundären Augenblase entwickeln — schon im Hinblick auf ihre nahen Beziehungen zum Colobom — außerordentlich viel größer.

Mit der Ginsberg'schen Hypothese, Abschnürung der Augenblasenwand durch das Mesoderm an irgend einer Stelle, könnte auch eine Lage der Cyste in beliebiger Richtung zum Bulbus erklärt werden. Bisher ist ein Fall von Purtscher (238) mitgeteilt worden, wo sich eine Cyste im oberen Lide fand. Der Bulbus war mikrophthalmisch. Die Cyste wurde punktiert, und $1\frac{1}{2}$ Jahre später war sowohl die Cyste als der Bulbus atrophiert. Der Fall kann indessen nicht als sicherer Beweis gelten, dass die Cyste aus dem Bulbus in der für die anderen Fälle geschilderten Weise entstanden war, immerhin ist die Möglichkeit zuzugeben. Ein weiterer Fall mit Cyste im oberen Lide ist ganz kurz erwähnt von Snell (239). Eine Cystenbildung im oberen Lide ist an sich nicht auffallender als ein nach oben gerichtetes Aderhautcolobom.

Wie man sieht, ist eine einheitliche Erklärung aller mit dem Bulbus im Zusammenhang stehenden Orbitalcysten noch mit denselben Schwierigkeiten verbunden wie die der Colobome. Entzündliche Veränderungen sind an den mit Orbitalcysten versehenen Augen mehrfach gefunden worden, eine ätiologische Bedeutung kann denselben aber ebensowenig mit einiger

Sicherheit zuerkannt werden, wie dies für die Colobome näher ausgeführt wurde.

Durch die gleichzeitige hochgradige Erkrankung des Gehirnes waren die Fälle von Virchow-Bernheimer (7) und Rindfleisch (5) ausgezeichnet. Letzterer glaubt die Entstehung der Cyste so erklären zu können, dass der hochgradige Hydrocephalus das Dach der Orbita nach unten drückte, was an der abwärts gerichteten Konvexität desselben zu erkennen war. Dies sollte dann auf den Bulbus gedrückt, den frisch geschlossenen Netzhautspalt wieder gesprengt und zur hernienartigen Ausstülpung der Bulbuswandung geführt haben. Ich kann dieser Erklärung nicht zustimmen, da selbst im dritten Monat noch der größte Teil des Auges vor der Orbita liegt, demnach um die Zeit des Schlusses der Fötalspalte ein solcher Druck des noch sehr wenig entwickelten Orbitaldaches auf den Bulbus unmöglich ausgeübt werden kann.

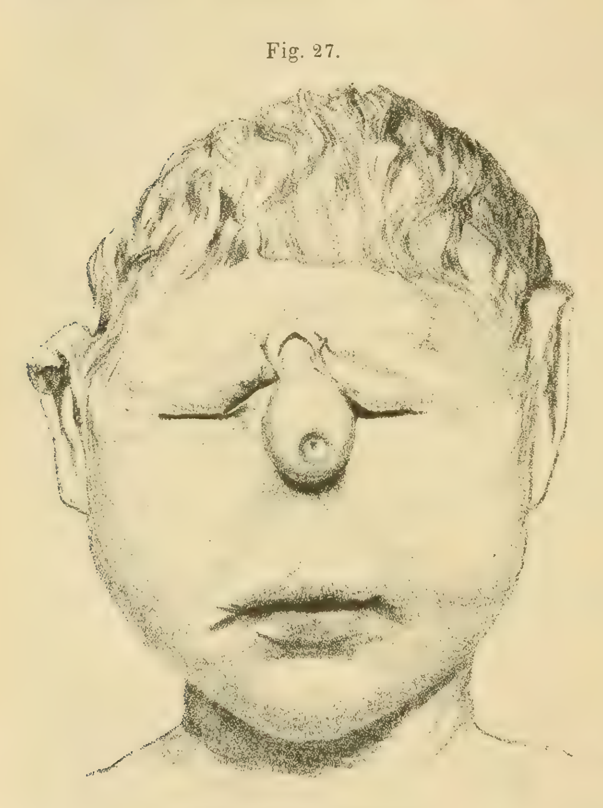
§ 25. Meningo-Encephalocele des Augapfels. Krückmann (242) hat einen solchen überaus seltenen Fall beschrieben. Der größte Teil des Bulbus war von einem fremdartigen Gewebe ausgefüllt, das aus Bestandteilen des Gehirnes und seiner Häute zusammengesetzt war und durch einen unterhalb des Sehnerveneintritts gelegenen Stiel wahrscheinlich in direkter Verbindung mit dem Gehirn stand. Im vorderen Bulbusabschnitte war hochgradige Verlagerung und Zerstörung der normalen Contenta bulbi sowie eine durch Narbengewebe geschlossene Perforation der Cornea nachweisbar. Die Lage des Stieles führt den Verfasser zu der Annahme, dass abgeschnürte Gehirnteile durch den noch offenen Fötalspalt ins Innere des Bulbus prolabiert sind und bei ihrer Weiterentwicklung zur Verdrängung der normalen Teile geführt haben.

§ 26. Cyclopie. Während die Form des cyclopischen Auges große Verschiedenheiten zeigt, indem die Entstehung desselben aus zwei Anlagen im einzelnen Falle durchaus ungleich deutlich hervortritt, ja manchmal nur ein einziges normales Auge vorhanden zu sein scheint, ist es die Lage des Bulbus, welche das Charakteristische unserer Missbildung abgiebt und zugleich eine Verwechslung mit dem einseitigen Anophthalmus oder Monophthalmus vollkommen ausschließt: Das Sehorgan liegt in dem mittleren unteren Teile der Stirne etwas über der Stelle, wo sich im normalen Gesicht die Nasenwurzel befindet.

Die Cyclopie findet sich bei Menschen und Tieren und stellt keine allzu seltene Missbildung dar. Unter den Schweinen scheint sie verhältnismäßig oft vorzukommen. Gewöhnlich zeigt schon die oberflächliche Betrachtung der Lidspalte, dass sie von vier Lidern, zwei oberen und zwei unteren begrenzt ist; dadurch gewinnt sie eine rhombische Form, meistens

mit einer oberen und unteren abgerundeten Ecke. Die medialen Enden der beiden Lider stoßen unter einem mehr oder weniger stumpfen Winkel zusammen, an welchem auch eine Verkürzung des Doppellides gegeben ist, sodass wohl immer ein Teil des Bulbus, meistens die ganze Cornea, unbedeckt bleibt. Die Lidspalte ist im allgemeinen erheblich breiter als hoch, doch wurde auch das umgekehrte Verhalten beobachtet. Die Lider haben meist normales Aussehen und zeigen Knorpel, Cilien und Meibom'sche Drüsen. Im unteren Winkel wurde häufig eine Karunkel gefunden, die Zahl der beobachteten Thränenpunkte war sehr verschieden; in einem Falle endigte das einzige vorhandene Thränenröhrchen in einen kurzen Blindsack.

Fig. 27.



Cyclopie. Nach v. Duyse (251).

Die Zusammensetzung aus vier Lidern ist übrigens durchaus nicht immer gleich deutlich; so war in einem Falle (Hess, 87) an den Lidern nicht die geringste Spur einer Verschmelzung aufzufinden. In früheren Entwicklungsstadien sind jene Verbindungsstellen der Lider, wie Manz angiebt, wenig ausgesprochen.

Das Gesicht der meisten Cyclopen besitzt nun noch als besondere Eigentümlichkeit einen über dem Auge befindlichen, rüsselförmigen Vorsprung (Proboscis), der eine beträchtliche Länge erreichen kann und dessen Ähnlichkeit mit einem Penis früher zu manchen Missdeutungen Veranlassung gegeben hat. Derselbe ist hohl, doch endet der Kanal blind, der Rüssel zeigt an seinem Ende eine knopfförmige Auftreibung. In seiner Basis sind manchmal kleine Knochenteile verborgen, welche als Rudimente der Nasenbeine gedeutet wurden, wie überhaupt der ganze Rüssel als rudimentäre Nase angesehen wird, welche sich aus dem mittleren Stirn-

fortsatze entwickelt. Eine eigentliche, gegen den Mund und die Orbita abgeschlossene Nasenhöhle existiert in der Regel nicht. Von **Dursy** (I 136) wurde einmal eine verkleinerte Nasenhöhle unter der Orbita gefunden, in welcher sogar eine Andeutung von Muscheln und ein Septum vorhanden war, das hier aber als Vomer gedeutet wurde.

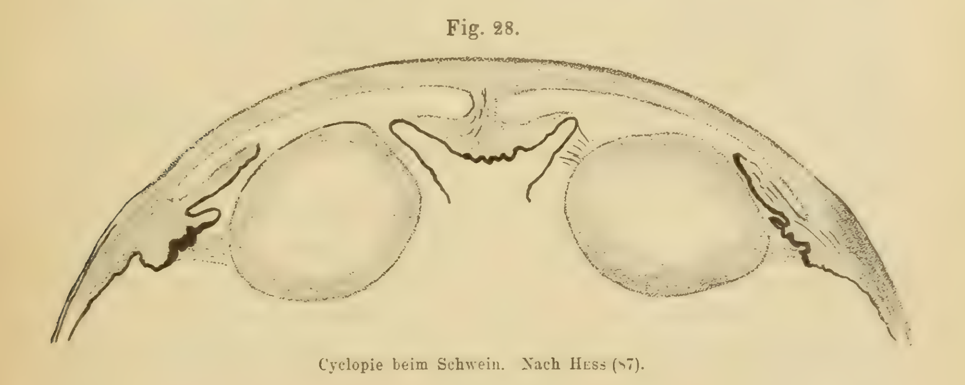
Gleichzeitig mit der Cyclopie werden noch andere Missbildungen, Astomie, Hemicephalie, Exencephalie, Mikrocephalie, Missbildungen des Herzens, Spina bifida beobachtet.

An Bulbus und Orbita zeigt sich die Verdoppelung der Teile in sehr verschiedener Weise. **Bock** (246) stellt folgende Stufenleiter auf:

1. Die beiden Augen stehen einander nähergerückt, jedes in einer besonderen Augenhöhle; die Nasenhöhle ist einfach und sehr eng.

2. Die beiden Bulbi sind so nahegerückt, dass wohl noch zwei Augenhöhlen bestehen, die Nase mit ihrer einfachen Höhle dagegen nach auf-

Fig. 28.



Cyclopie beim Schwein. Nach **Hess** (87).

wärts geschoben ist und die Gestalt eines Rüssels angenommen hat, der auf den verkümmerten Nasenbeinen in der Stirngegend sitzt.

3. Nur eine Orbita mit zwei Augäpfeln, die nahe aneinanderliegen und mit den Scleren verwachsen sind. Zwei Sehnerven.

4. Die Sehnerven stehen sich näher, das gemeinsame Scleralgewebe ist dünner geworden, Cornea, Iris, Linse, Glaskörper sind doppelt.

5. Cornea einfach, Iris, Chorioidea, Glaskörper, Retina doppelt, die Sehnerven durch eine dünne Bindegewebslage getrennt.

6. Eine Cornea, zwei in der Mitte verschmolzene Linsen, Sclera, Chorioidea, Retina und Opticus einfach. Übergänge zwischen den genannten Typen kommen natürlich vor.

Als 7. Stufe wären noch einzureihen die Fälle von **Peunow** (245), **Bock** (246), **v. Duyse** (251), in welchen nur ein Auge ohne Verdoppelung eines Teiles gesehen wurde und ein weiterer von **Gabrielides** (249a), in welchem

erst die mikroskopische Untersuchung nachwies, dass die scheinbar einfache Linse aus zweien zusammengesetzt war.

Die Größe des cyclopischen Auges ist sehr wechselnd: abnorme und annähernd normale Größe kommt vor, ferner nicht selten ausgesprochener Mikrophthalmus; ja der Bulbus kann so klein sein, dass Anophthalmus vorgetäuscht wurde. In den mikroskopisch untersuchten Fällen wurde indessen stets ein Bulbusrudiment gefunden. Selbst bei Fehlen eines solchen, wie es vielleicht im Nieden'schen (247) Falle vorlag, muss man bei dem Vorhandensein von Lidern, Conjunctiva und Orbita annehmen, dass eine Augenanlage gebildet war, die vermutlich ebenso zu Grunde ging, wie wir es für den einfachen sog. Anophthalmus kennen gelernt haben.

Die Vereinigung der beiden Bulbi findet stets an der Stelle statt, welche der Fötalspalte entspricht, die mikroskopische Untersuchung ergiebt dann an der Vereinigungsstelle das Bild des Coloboms der Retina und Chorioidea und des Sehnerven, auch wurden unterhalb des Sehnerven gelegene, typische Colobomcysten mehrfach gefunden (v. Duyse, 251). Derselbe Autor beschreibt typische Colobome der Iris und des Ciliarkörpers sowie einen Mesodermfortsatz, welcher von unten in die Höhle der beiden Augen vordrang, endlich in einem Falle außer dem Colobome an der Verschmelzungsstelle hiervon getrennte sog. Colobome der Macula in beiden Augen (siehe hierüber auch § 7).

Die gemeinsame Orbita des cyclopischen Auges zeigt insofern einen abweichenden Bau, als vor allem die sonst die beiden Orbitae trennenden Stücke des Siebbeins fehlen; von diesen Knochen ist manchmal wohl ein Rudiment, welches der Lamina cribrosa entspricht, vorhanden, ohne aber die zum Durchtritt der Olfactoriusfäden nötigen Löcher zu besitzen. Überall wurde eine solche normale Siebbeinplatte mit der Crista galli vermisst. Außer den Processus orbitales beider Oberkiefer helfen auch die horizontal gelagerten Thränenbeine den Boden der Augenhöhle bilden, zu deren Decke die betreffenden Fortsätze der Stirnknochenhälften in der Mitte zusammentreten. In früherer Zeit besteht an dieser Stelle eine häutige Naht, durch welche hindurch der Sehnerv zum Auge tritt. Der größte Teil des Orbitalrandes wird jedoch durch die Jochbeine gebildet, welche mit ihren Processus maxillares und frontales an die Stirnbeine sich anlegen. In bezug auf die Größe der an der Bildung der Orbita teilnehmenden und benachbarten Knochen scheinen zahlreiche Varietäten vorzukommen, von welchen dann auch die Größe der die Orbita mit der Schädel- und Nasenhöhle verbindenden Spalten abhängt.

Die Augenmuskeln sind im allgemeinen verdoppelt, manchmal ist es indessen schwer oder überhaupt unmöglich, dieselben vollständig zu isolieren.

Die Anomalien des Gehirns bei der Cyclopie sind mannigfach und

können ganz erstaunliche Grade erreichen (z. B. v. Monakow, 249). Die typischsten sind indessen das Fehlen des Olfactorius und des Chiasmas, ferner die Verschmelzung der beiden Hemisphären des Großhirns zu einem einzigen, mit einer Höhle versehenen Hirnteil ohne ausgesprochene Windungen, ferner der Mangel des Balkens, des Streifenhügels und des Trigonums. Die Sehhügel sind fast vollständig miteinander verwachsen. Sehr selten ist ein geteilter Tractus, der in einen ungeteilten Sehnerv übergeht. Der Opticus fehlt öfters vollständig; in solchen Fällen fehlen in der Netzhaut die Nervenfaser- und Ganglienschicht.

Die Veränderungen des Gehirns tragen wohl die Schuld daran, dass fast alle Cyclopen, welche oft vollständig ausgetragen werden, unmittelbar nach der Geburt sterben. In vereinzelten Fällen (Schön, 243, Panum, 244) wurde eine Lebensdauer von 6 Wochen bezw. 18 Monaten und 10 Jahren festgestellt.

Was die Erklärung der Cyclopie betrifft, so war es Huschke (I [135]), welcher die Theorie zu begründen suchte, dass eine abnorme, unvollständige Teilung des gemeinschaftlichen Augenkeims zur Cyclopie führe. Er stützte sich dabei auf die von ihm gemachte Beobachtung, dass die erste Anlage eine für beide Augen gemeinsame sei, aus welcher sich erst als zweites Stadium die beiden primären Augenblasen entwickelten. Danach sei die Cyclopie einfach als Hemmungsbildung zu betrachten. Die moderne Embryologie hat aber die Grundlage der Huschke'schen Lehre, die Einheit der ursprünglichen Anlage des Sehorgans, beseitigt.

In neuerer Zeit hat Dareste (248), welcher bei seinen teratologischen Experimenten mehrfach Cyclopie beobachtete, folgende Theorie über die Entstehung jener Missbildung aufgestellt. Dareste betont, dass normaler Weise das Medullarrohr zu einer Zeit, wo sich bereits die drei primären Gehirnblasen differenziert haben, an seinem vordersten Ende noch eine Öffnung in Form einer schmalen, senkrechten Spalte besitze. Dieselbe bleibe bestehen, bis sich die primären Augenblasen ausgestülpt hätten, und schlösse sich dann rapide. Dies Verhalten habe folgende Bedeutung: die Vergrößerung des Vorderhirnbläschens erfolge nicht einfach durch Vermehrung der Zellen seiner Wandung, sondern die anstoßenden Zellen des Ektoderms würden durch jene Spalte gewissermaßen in die Wandung der Blase mit hineingezogen und trügen zu ihrer Vergrößerung bei. Daraus folge, dass das Wachstum der Vorderhirnblase und die Ausstülpung der Augenblasen in normaler Weise nur stattfinden könne, wenn die Spalte bis zur vollendeten Ausstülpung offen bliebe. Abnorm früher Schluss der Spalte des Vorderhirnbläschens bedinge eine Schädigung aller von jenem abstammenden Teile.

Normaler Weise lägen die Ektodermzellen, aus welchen die Retinae hervorgingen, unmittelbar beisammen, sie würden an die Seite gedrängt

von Zellen, aus welchen Gehirnteile hervorgingen. Bei abnorm frühem Schluss jener Spalte fehle dies Auseinandergedrängtwerden jener Zellen; es könne zur Bildung einer einzigen Augenblase kommen. Erfolge der Verschluss später, aber doch noch zu früh, so seien alle Modifikationen in der Verschmelzung beider Augen zu verstehen. Der Stirnfortsatz, welcher sich normaler Weise von oben zwischen die Augenanlagen schieben sollte, könne dies nicht bei Vorhandensein eines cyclopischen Auges, er müsse oberhalb desselben bleiben, wo er in mehr oder weniger modifizierter Weise angetroffen werde. Die Oberkieferfortsätze wüchsen trotzdem weiter, und da sie den Stirnfortsatz nicht anträfen, verschmölzen sie miteinander in der Mittellinie. Der vorzeitige Verschluss des Vorderhirnbläschens bedinge endlich eine mangelhafte Entwickelung aller aus demselben hervorgehenden Hirnteile.

Als erste Ursache einer solchen Hemmungsbildung betrachtet Dareste mit gewisser Wahrscheinlichkeit den Druck, welchen ein zu enges Amnion auf den Kopfteil des Embryo ausübt. Er hat thatsächlich mehrmals bei cyclopischen Embryonen die Augengegend an die vordere Amnionfläche angedrückt gefunden und sich auch in anderen Fällen davon überzeugt, dass abnorme Enge Ursache von Missbildungen sein kann, wie das ja jetzt allgemein anerkannt wird. Auch v. Duyse (251) legt dem Amnion große Bedeutung beim Zustandekommen der Cyclopie bei.

Prinzipiell verschieden von Dareste's Auffassung ist die Erklärung der Cyclopie, nach welcher das Doppelauge durch sekundäre Verschmelzung zweier normal angelegter, voneinander vollständig getrennt gewesener Augenblasen entsteht. Da die primären Augenblasen sich nahezu diametral gegenüberliegen, so müssen die dazwischen gelegenen Hirnteile, damit eine Annäherung möglich wird, mangelhaft angelegt oder sehr frühzeitig wieder zerstört werden. Dies wären also gewisse Teile des Zwischenhirns, wobei dann natürlich auch der Nervus olfactorius, welcher ebenso wie der Opticus ein Gehirnteil ist, nicht zur Ausbildung käme.

Eine einfache Verschmelzung gleicher Organe oder Organteile in sehr früher Zeit des embryonalen Lebens können wir ohne Schwierigkeit annehmen, nachdem die Versuche Born's (250) an Amphibienlarven den direkten Beweis für ein solches Vorkommen erbracht haben. Je früher die Verschmelzung stattfindet, desto vollständiger wird dieselbe ausfallen. Außerdem wird das Endergebnis davon abhängen, in wie großer Ausdehnung die anfängliche Verschmelzung stattfindet. Wir können uns z. B. vorstellen, dass bei sehr früher Verschmelzung der primären Augenblasen das Ektoderm sich an zwei unmittelbar benachbarten Stellen zur Linse einstülpt, so dass primär eine Verwachsung der beiden eingestülpten Haufen von Ektodermzellen zustande kommt. So könnte eine einzige Linse entstehen, bei welcher aber die genaue histologische Untersuchung noch die Zusammensetzung aus zwei Anlagen nachweisen kann. In dieser Weise

könnte der Befund von Gabrielides (249a) verständlich werden. Es wäre aber auch nicht undenkbar, dass in die sehr früh vollständig verschmolzenen primären Augenblasen sich nur ein Haufen von Ektodermzellen einstülpte, so dass dann nur eine normal beschaffene Linse resultieren würde. Mir scheint, dass eine solche Annahme die Fälle von Peunow, Bock und v. Duyse besser erklären könnte als die Vorstellung, dass die eine Augenanlage sehr frühzeitig vollkommen zu Grunde gegangen und nur die andere übrig geblieben sei. Ich kann mir wenigstens keine klare Vorstellung davon machen, warum dann die typische Lage des cyclopischen Auges und nicht echter Monophthalmus die Folge sein sollte.

Dass ein Cyclopenauge durch Verschmelzung zweier anfangs sicher getrennt gewesener Augen entstehen kann, beweisen die Doppelmissbildungen, welche Diprosopi genannt werden. Bei dem Diprosopus triophthalmus sind die heterologen Gesichtshälften so verschmolzen, dass auch die betreffenden Augen zur teilweisen Vereinigung kommen und dann ungefähr in der Mitte des Doppelgesichtes ein Doppelauge erscheint, bei welchem eben auch wieder verschiedene Grade der Vereinigung vorkommen. Sömmering (I 138) hat eine Reihe von solchen Missgeburten mit zwei Köpfen zusammengestellt, von welchen besonders Nr. III eine recht weitgehende Cyclopie darstellt.

Die Veränderungen des Kopfskelettes können für die Entstehung der Cyclopie nicht verantwortlich gemacht werden, da wir die Entstehung der letzteren in ein viel früheres Stadium der Entwicklung verlegen müssen.

Ob bei dem Zugrundegehen der die Augenanlage trennenden Teile entzündliche Veränderungen ein Rolle spielen, lässt sich nicht entscheiden.

§ 27. Angeborene Hornhauttrübungen, Leucome, Staphylome[1]. Angeborene Trübungen kommen einmal in Verbindung mit Anomalien der Größe und Form der Cornea sowie mit sonstigen Fehlern des Auges vor, in anderen Fällen bilden sie die einzige, klinisch nachweisbare Veränderung. Man kann stationäre Trübungen und solche, welche sich nach der Geburt noch verändern, unterscheiden.

Wie bei allen anderen Missbildungen, so ist auch bei den Hornhauttrübungen lebhaft darüber gestritten worden, ob sie als Hemmungsbildungen oder als Produkte fötaler Erkrankungen anzusehen sind. Die Mehrzahl der neueren Autoren neigt der letzteren Ansicht zu, und in der That stimmen sehr viele der angeborenen Hornhauttrübungen in ihrem Aussehen so sehr mit den im extrauterinen Leben entstehenden überein, dass man sie schon a priori auf fötale Erkrankungen beziehen sollte. Völlig gesichert erscheint diese Auffassung, wenn es sich um angeborene adhärente Leucome oder

1) Gute Litteraturzusammenstellung bei Santo Domingo (260).

Staphylome handelt, ferner für die parenchymatösen Trübungen, deren Neigung, sich nach der Geburt noch zu verändern oder sogar völlig aufzuhellen, beweist, dass der Krankheitsprocess, dem sie ihre Entstehung verdanken, bei der Geburt noch nicht abgelaufen war.

Wenn man also für sehr viele angeborene Hornhauttrübungen den Beweis erbringen kann, dass sie Krankheitsprodukte sind, so liegt kein zwingender Grund vor, andere, bei welchen dieser Beweis fehlt, als Hemmungsbildungen anzusehen. Ob und wie lange die Cornea des menschlichen Fötus undurchsichtig ist, scheint mir bisher nicht sichergestellt, was ja bei der enormen Schwierigkeit, geeignetes, absolut frisches Material zu gewinnen, nicht wunderbar ist. Aus den Untersuchungen von Leber (194) und Schöbl (205) wissen wir aber, dass die Cornea mit Ausnahme des oberflächlichen und tiefen Randschlingennetzes zu keiner Zeit der Entwicklung gefäßhaltig ist. Wo also das Parenchym vascularisiert gefunden wird, haben wir kein Recht, hierfür eine andere Ursache als eine vorausgegangene Entzündung anzunehmen; ein vermehrter Kerngehalt spricht erst recht dafür. Auch wenn das an der Stelle einer angeborenen Hornhauttrübung vorgefundene Gewebe »sclerale« Beschaffenheit zeigt, so folgt daraus noch nichts gegen die Deutung »Narbengewebe«. Ist doch ein im späteren Leben entstandenes Leucom histologisch oft sehr wenig verschieden vom Scleralgewebe. Solche angeborene Trübungen durch eine Art »höheren Organisationsprocesses« zu erklären (Rückert, 256) kommt dem Verzichte auf eine Erklärung gleich.

Ebenso scheint es mir eine höchst gewagte und ganz unnötige Hypothese zu sein, wenn einige Autoren in Fällen, wo partielle dichte Hornhauttrübungen vorliegen, die Annahme machen, dass an dieser Stelle eine unvollständige Differenzierung des zwischen Linse und Ektoderm befindlichen Mesoderms die Ursache jener Missbildung sei.

Wie weit die Neigung, Zustände, deren pathologische Natur auf der Hand liegt, als Hemmungsbildung zu deuten, zeigt ein neuerdings von Maager (261) beschriebener Fall: Ringförmige Trübung der tiefsten Hornhautschichten auf beiden Augen. Entsprechend dieser Stelle lag die sich zu einem breiten Ringe erhebende Sphinkterlinie der Iris an. In der Pupille eine intensiv reflektierende Membran. Die Pupille wurde auf Atropin nicht weit, und bei einem Iridektomieversuche zeigte sich die Hinterfläche der Iris mit der Unterlage verwachsen. Die Gleichheit des Befundes auf beiden Augen spricht dem Autor gegen die Annahme einer Erkrankung und lässt ihn eine reine Hemmungsbildung annehmen!

Stationäre Hornhauttrübungen sind bei Mikrophthalmen recht häufig, und die anatomische Untersuchung hat hier wiederholt starke Vascularisation gezeigt, woraus wohl zu schließen ist, dass auch beim sog. reinen Mikrophthalmus entzündliche Veränderungen nicht ausgeschlossen sind. Zu den stationären Trübungen gehört eine Form, die man auch als Embryo-

toxon bezeichnet hat: eine ringförmige Trübung des Randes, welche entweder den ganzen Rand einnehmen oder in Form schmaler Sicheln an einzelnen Stellen auftreten kann. Der Trübungsring kann von dem eigentlichen Limbus durch eine schmale Zone klarer Hornhaut getrennt sein. Auch diese Anomalie wird vielfach als Hemmungsbildung aufgefasst, ohne dass man einen solchen Trübungsring im normalen Entwicklungsgang nachgewiesen hat. Mit Sicherheit lässt sich die Entstehung des »Embryotoxon« noch nicht erklären, wenn auch solche Fälle wie der oben erwähnte Maager'sche gewisse Fingerzeige abgeben.

Zungenförmige Trübungsstreifen am Hornhautrande, wie wir sie im extrauterinen Leben als Residuen sog. sclerosierender Keratitis sehen, kommen gleichfalls angeboren vor, außerdem mehr diffuse, zartere sowie äußerst dichte Trübungen, welche während längerer Beobachtungszeit unverändert blieben.

Sehr wichtig sind die Fälle von angeborenem Hornhautstaphylom, bei denen wiederholte anatomische Untersuchungen gezeigt haben, dass sie sich von den im späteren Leben entstandenen in keinem wesentlichen Punkte unterscheiden. Es kann deshalb wohl füglich nicht bezweifelt werden, dass auch bei den angeborenen schwere eitrige Processe im vorderen Bulbusabschnitte, die in einer ziemlich späten Periode des Fötallebens spielten, zur Staphylombildung führten.

Solche Fälle sind von Beer (252), Sonnenmayer (253), Krükow (195), Treitel (254), Schiess-Gemuseus (255), Hirschberg u. Birnbacher (257), Bernheimer (258), Pincus (259), Steinheim (263), Westhoff (330) beschrieben worden. Steinheim sah die Anomalie doppelseitig bei vier Kindern derselben gesunden, nicht blutsverwandten Eltern. In Krükow's Falle ist es erwähnenswert, dass auf dem anderen Auge Hornhauttrübung und Mikrophthalmus, bei einem Bruder des Pat. angeborene, vordere Synechie bestand.

Häufiger als die bisher geschilderten sind die Fälle, in welchen eine angeborene parenchymatöse, diffuse, grauweiße Trübung beobachtet wurde, die entweder die ganze Hornhaut einnimmt und derselben in den schwersten Fällen ein porzellanartiges Aussehen verleihen kann oder auf die centralen Teile beschränkt ist. Fast immer tritt in diesen Fällen eine vom Rande nach dem Centrum fortschreitende Aufhellung ein, die manchmal zu völligem Schwinden der Trübung führt. In einem erheblichen Teile jener Fälle war die Hornhaut zu Beginn der Beobachtung vergrößert und keratoconus- oder keratoglobusartig vorgetrieben. Nach Ablauf des hier zu Grunde liegenden Krankheitsprocesses kann, wie ich (265) gezeigt habe, eine normal große und normal gewölbte, klare oder leicht getrübte Hornhaut zurückbleiben, oder es bleibt eine vergrößerte, klare bezw. getrübte Cornea ohne sonstige Veränderungen am Auge bestehen, oder endlich es kommt neben der

Megalocornea zu dauernder Drucksteigerung, abnormer Tiefe der vorderen Kammer, Excavation der Papille, also zum Bilde des Hydrophthalmus.

Die hier geschilderten parenchymatösen angeborenen Hornhauttrübungen entstehen von der Hinterfläche der Cornea aus. Wenn nur einfache Trübung besteht, so ist eine Läsion des Endothels, bei Vergrößerung und Ektasie der Hornhaut ein Ulcus der Hinterfläche anzunehmen, das in einem Falle von mir (262) anatomisch nachgewiesen wurde. Die Erkrankung der Hornhauthinterfläche kann klinisch durch meine (264) Fluoresceinmethode erkannt werden.

§ 28. Megalocornea, Megalophthalmus, Hydrophthalmus = Buphthalmus, Keratoglobus. Die genannten Bezeichnungen sind in der älteren Litteratur mehrfach als Synonyma gebraucht worden, während später, besonders durch Horner eine scharfe Trennung zwischen Hydrophthalmus = Buphthalmus und Keratoglobus aufgestellt wurde. Da der Hydrophthalmus nach heutiger allgemeiner Auffassung den glaucomatösen Zuständen angehört, so wird eine ausführliche Schilderung desselben an anderer Stelle zu erfolgen haben.

Gemeinsam ist den Zuständen, welche als Megalocornea, Megalophthalmus, Keratoglobus und Hydrophthalmus beschrieben werden, die Vergrößerung und Verdünnung der Hornhaut und die abnorme Tiefe der vorderen Kammer. Die Megalocornea = Cornea globosa (Horner, 266) ist durchsichtig und normal begrenzt, dabei kann nach den Angaben der Autoren eine Vergrößerung des ganzen Auges vorhanden sein oder fehlen. Meiner Ansicht nach muss bei erheblicher Vergrößerung der Cornea der vordere Bulbusabschnitt unbedingt vergrößert sein, wofür auch das gleichzeitig häufig beobachtete Zittern von Iris und Linse spricht. Ich halte daher eine scharfe Trennung zwischen Megalocornea und Megalophthalmus für unstatthaft, beide Zustände gehen ineinander über. Der Unterschied beider gegenüber dem Hydrophthalmus liegt darin, dass das Auge keine Zeichen innerer Desorganisation, speziell keine Excavation zeigt und gutes Sehvermögen bewahren kann. Die Wölbung der vergrößerten Hornhaut braucht nicht verändert zu sein, dagegen wurde öfters an derselben eine dem Greisenbogen ähnliche Randtrübung gefunden.

Der geschilderte Zustand ist in früherer Zeit sowie neuerdings von Bondi (267) als angeborener Bildungsfehler beschrieben worden, der mit fötaler Erkrankung nichts zu thun habe. Bondi spricht von einem Riesenwuchs der Augen. Die Anomalie wurde mehrmals bei Geschwistern gefunden.

Nun kann das geschilderte Ulcus internum corneae zu einer bleibenden Vergrößerung der Hornhaut führen, während diese Membran, soweit klinische Untersuchung entscheiden kann, sich wieder vollkommen aufzuhellen vermag. Macht man daher die Annahme, dass jener Process, dessen

Verlauf post partum direkt beobachtet werden kann, sich bereits im intrauterinen Leben abgespielt hat, so kann die angeborene Megalocornea bezw. der Megalophthalmus als das Resultat einer fötalen Erkrankung angesehen werden. Während MANZ zur Erklärung jener Zustände, bei welchen eine Vergrößerung der Hornhaut vorgefunden wird, die Annahme machte, dass eine abnorm geringe Resistenz, bedingt durch eine fehlerhafte histologische Anlage dieser Membran, vorliege, kann man jetzt an die Stelle derselben den anatomisch und klinisch wohldefinierten Begriff des Ulcus internum corneae setzen.

Der wichtigste Unterschied zwischen Hydrophthalmus und Megalophthalmus liegt nun darin, dass bei ersterem bleibende, mehr oder weniger ausgedehnte Hornhauttrübungen und Excavation der Papille auftreten. Nach meiner Auffassung handelt es sich hier um ein Sekundärglaucom, welches sich in den besonders schweren Fällen von Ulcus internum corneae entwickelt. Als Endausgang des an beiden Augen gleichen Krankheitsprocesses wurde auf der einen Seite Megalophthalmus mit klarer Hornhaut, fehlender Excavation und gutem Sehvermögen, auf der anderen Hydrophthalmus mit Hornhauttrübung, Drucksteigerung, Excavation und Amaurose beobachtet.

Ich muss daher die sämtlichen, zu Anfang dieses Abschnittes genannten Krankheitsbilder als prinzipiell zusammengehörig betrachten und ihnen den Charakter eigentlicher Bildungsfehler absprechen. Sie sind als Folgezustände eines in den einzelnen Fällen verschieden schweren Krankheitsprocesses anzusehen, welcher meistens im fötalen Leben, nicht selten aber auch später beginnt.

IV. Missbildungen der Lider.

§ 29. Colobom der Lider[1]). Dasselbe stellt einen umschriebenen Defekt dar, dessen Form meist dreieckig mit der Basis zum Lidrande, mit der Spitze gegen den Orbitalrand gerichtet ist, in anderen Fällen hat derselbe eine mehr rechteckige Gestalt. Ganz selten sind die Fälle, wo eine äußere bezw. innere Commissur mangelt. Die Übergangsstelle der Colobomschenkel in den Lidrand sowie die der Ränder der Colobomschenkel sind meist abgerundet, doch werden auch Fälle beschrieben, wo sie scharfkantig, wie mit der Scheere ausgeschnitten erschienen. Die Trennung betrifft meist die ganze Dicke des Lides, die Höhe des Spaltes ist sehr verschieden: manchmal ist der Lidrand nur etwas eingekniffen, in anderen Fällen ist das ganze Lid gespalten. In der Fortsetzung des vollständigen Defektes

1) Litteratur siehe unter anderen bei NICOLIN (275).

kann noch eine Strecke weit der Lidknorpel vollkommen fehlen, während Haut und Conjunctiva vorhanden sind. Manchmal zieht von der Spitze des Coloboms ein Streifen narbig veränderter Haut zum Orbitalrand und über denselben hinaus. Die Ränder des Coloboms pflegen von einem weichen, rötlichen Saume eingefasst zu sein, der sich wie eine Fortsetzung oder ein Umschlag der Bindehaut ausnimmt, durch welchen dieselben locker mit der Oberfläche des Bulbus verbunden sind. Meibom'sche Drüsen und Wimpern fehlen im Bereiche des Coloboms, an den Ecken desselben konvergieren die Cilien oft sehr ausgesprochen. Nur einmal (v. Ammon) trug der ganze Rand des Coloboms deutliche Wimpern.

Der Defekt ist nun in ziemlich vielen Fällen, von welchen als die typischsten die von Manz (I) und Nuel (271) gelten müssen, von einer verschieden stark entwickelten Hautbrücke ausgefüllt, welche vom oberen Rande des Coloboms auf den Bulbus zieht und mit seiner Oberfläche — in jenen Fällen mit der Hornhaut — in größerer Ausdehnung fest verwachsen ist. Dieses Schaltstück besitzt, wie auch histologische Untersuchungen ergeben haben, ganz die Beschaffenheit der Cutis mit deutlichen Papillen, Gefäßen und Fettgewebe. Haare sowie Talg- und Schweißdrüsen wurden von Nuel nicht darin gefunden, während es in dem Horner-schen (I[94]) Falle mit Haaren besetzt war. Die Unterfläche des Lappens war an den Rändern mit Schleimhaut versehen, seine Oberfläche zeigte zum Teile ein rötliches und feuchtes Aussehen wie Schleimhaut, an anderen Stellen war sie trocken wie gewöhnliche Haut.

Fig. 29.



Lidcolobom mit auf den Bulbus übergehender und der Cornea adhärenter Hautbrücke. Keilförmige Verlängerung der behaarten Kopfhaut gegen das Colobom. Nach Nuel (271).

Durch diese Hautbrücken kann die Beweglichkeit des Bulbus erheblich beeinträchtigt werden.

In vielen Fällen finden sich teils zwischen den Schenkeln des Coloboms, teils auch an anderen Stellen Dermoide der Sclerocornealgrenze sowie flache subconjunctivale Lipodermoide. Am gleichen Auge kamen manchmal mehrere vor. Die Hornhaut in der Umgebung derselben wurde diffus getrübt gefunden.

Seltener sind pterygienähnliche Bildungen beschrieben, sie fanden sich besonders, wenn die äußere Lidcommissur fehlte.

Noch mancherlei andere angeborene Anomalien kommen am Bulbus in Verbindung mit Lidcolobom vor; die Fälle, in welchen der Liddefekt die einzige Abweichung von der Norm darstellt, gehören sogar zu den Seltenheiten: Mehr oder weniger ausgedehnte Trübungen der Cornea, konische Vorwölbung derselben, Mikrophthalmus, Corektopie, Iriscolobom, Membrana pupillaris perseverans, in einem Falle der Hinterfläche der in der Tiefe getrübten Hornhaut anhaftend, wurden beschrieben.

Normal waren in der größten Mehrzahl der Fälle die Thränenpunkte und -röhrchen, auch waren die Thränenwege fast immer durchgängig, einige Male bestand Blennorrhoe des Thränensackes. In vereinzelten Fällen waren bei Colobom des unteren Lides zwei Thränenpunkte medial und temporal vom Colobomrand vorhanden.

Die Lidcolobome sind zwar im ganzen seltene Missbildungen, immerhin enthält die Litteratur 80 bis 90 Fälle.

Das Colobom kommt einseitig und doppelseitig vor und kann in beiden Fällen nur eines oder beide Lider betreffen. Am häufigsten ist das obere Lid gespalten und zwar öfter eines als beide. Sehr selten sind die Defekte aller vier Lider.

Die Lage der Spalte hat nichts wirklich Typisches, wenn sie auch im oberen Lid meist etwas einwärts von der Mitte, am unteren häufiger weiter medial nach der Gegend des inneren Winkels hin gefunden wird. In einzelnen Fällen wurden zwei und mehr Defekte am gleichen Lide beobachtet.

Nicht immer stellen die Lidcolobome nur Defekte der Weichteile dar, sondern öfters sind auch die Orbitalränder in ihrer Kontinuität unterbrochen.

Ebenso wurden in einigen Fällen von Colobom des oberen Lides in der Fortsetzung desselben Defekte der Augenbraue gesehen, welche hier entweder völlig von Haaren entblößt oder nur mit ganz spärlichen Härchen besetzt war. Gegen diese Stelle hin erstreckte sich in einzelnen Fällen eine keilförmige Haarbrücke als Fortsetzung von der behaarten Kopfhaut aus, eine Erscheinung, auf welche besonders Nuel (271) Wert legt.

An den Lidern kommen teils in der Fortsetzung der Colobome, teils an anderer Stelle cutane Geschwülste vor, und eben solche werden gleichzeitig mit Lidcolobomen auch als sogenannte Auricularanhänge beobachtet.

Während der Ophthalmologe hauptsächlich die Fälle von Lidcolobom zu sehen bekommt, in welchen dasselbe in Verbindung mit etwaigen anderen Anomalien am Auge den wichtigsten pathologischen Befund darstellt, sind für das Verständnis der Entstehung jener Missbildung von größerer Bedeutung diejenigen, in welchen das Lidcolobom ganz zurücktritt gegenüber gleichzeitig vorhandenen, schweren Bildungsfehlern, welche das Gesicht und oft den ganzen Körper betreffen. Hier stellt der Liddefekt die Verlängerung einer Gesichtsspalte, meistens der sogenannten schrägen dar, deren

einzelne Formen am übersichtlichsten von Morian (274) dargestellt und später unter anderen von Panas (276), Broca (277) und v. Duyse (279) eingehender berücksichtigt worden sind.

Die typischen Gesichtsspalten kommen durch mangelnde oder unvollständige Vereinigung der Stirn- und Oberkieferfortsätze zustande, während die viel selteneren atypischen den Oberkiefer selbst an Stellen durchsetzen, wo sich im normalen Entwicklungsgange keine vorgebildeten Spalten finden. Erstere werden erklärt durch Einlagerung von Amnionsträngen in die Spalten und dadurch verhinderte Vereinigung der Spaltenränder, letztere durch Einschnürung straff über das Gesicht gespannter, amniotischer Bänder in die darunterliegenden Teile. Bei beiden Formen kommen Defekte der Augenlider vor, entsprechend der schrägen Richtung der Spalte liegt dann das Colobom des oberen Lides weiter temporal als das des unteren.

Wenn die Gesichtsspalten im intrauterinen Leben mehr oder weniger vollständig verheilen, so kann an ihrer Stelle eine narbig veränderte Haut mit darunterliegendem Knochendefekt zurückbleiben, während das Lidcolobom die Fortsetzung der Hautnarbe darstellt.

Die wichtigsten anderweitigen schweren Missbildungen, welche gleichzeitig mit Gesichtsspalten und Lidcolobomen zur Beobachtung kommen, sind Exencephalie, Hemicephalie, Anencephalie, Wolfsrachen, Bauchbruch, Syndactylie, Spontanamputationen von Extremitäten, kurz lauter Missbildungen, welche man im allgemeinen durch pathologische Verbindungen des Fötus mit dem Amnion erklärt, wie denn auch ausgedehnte amniotische Bänder einer Anzahl dieser Fälle direkt beobachtet wurden.

Die früher beliebte Erklärung des Lidcoloboms als Hemmungsbildung erschien Manz und anderen unberechtigt, da das Lid zu keiner Zeit seiner Entwicklung aus zwei Teilen bestände, welche erst später zur Vereinigung kämen. Ewetzky (270) glaubte zwar später die »Hemmungsbildung« dennoch verteidigen zu können, da er bei seinen embryologischen Untersuchungen nachwies, dass die epitheliale Vereinigung der Lidränder an den Commissuren beginne und erst allmählich auf die Mitte der Lider übergehe, so dass zu einer gewissen Zeit das obere Lid eine ausgeschweifte Form besitze. Ein Stehenbleiben auf dieser Stufe könne das Lidcolobom erklären. Mit dieser Annahme kann indessen nur die Form und Lage einer Anzahl der beschriebenen, aber lange nicht aller Colobome erklärt werden, außerdem fehlt eine Erklärung, welcher Umstand das Stehenbleiben auf einer früheren Entwicklungsstufe bewirkt.

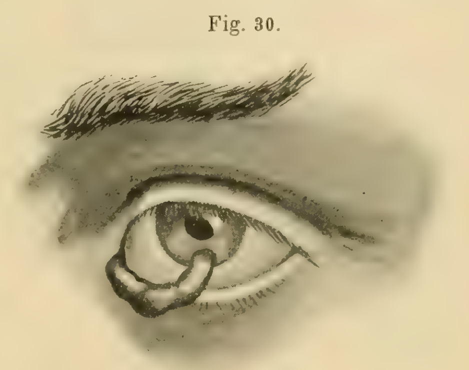
Manz (I) legte den Hauptwert auf die oben geschilderte Hautbrücke im Colobom, er fasste diese »heterotope Gewebsmetamorphose« als die primäre Störung auf, wodurch das Herabsteigen der vom Orbitalrande ausgehenden Hautduplikaturen, d. h. die Bildung der Lider an dieser Stelle

gehemmt werde. Auch diese Auffassung kann wohl nur für einzelne Fälle Anwendung finden.

Ganz im allgemeinen kommen bei der Erklärung der Lidcolobome zwei Möglichkeiten in Betracht: 1. Irgend ein Hindernis kann die Entwicklung des Lides an bestimmter Stelle vereitelt haben. Wir hätten dann eine Hemmungsbildung vor uns und müssten festzustellen suchen, was die Ursache der Hemmung war. 2. Das Lid kann vollständig ausgebildet und nachträglich an bestimmter Stelle wieder zerstört sein, es wäre dann die Ursache der Zerstörung zu ermitteln. Lassen wir beide Möglichkeiten zu, so ergiebt sich, dass die Entstehung der Lidcolobome in durchaus verschiedene Zeiten des embryonalen Lebens verlegt werden kann.

Beiden Möglichkeiten trägt die zuerst durch v. DUYSE (272) eingehender begründete und jetzt fast allgemein angenommene Theorie Rechnung, welche die Entstehung der Liddefekte auf Störungen von seiten des Amnions zurückführt: Abnorme Engigkeit in der ersten Fötalzeit kann durch Druck auf die am meisten vorragenden Teile entwicklungshemmend wirken, ferner können die bekannten amniotischen Stränge, wenn sie über die Gegend des Auges verlaufen und an diesem selber oder in seiner nächsten Umgebung fixiert sind, die Entwicklung des Lides an der betreffenden Stelle verhindern oder endlich durch Einschnürung in die schon gebildeten Lider Defekte dieser selbst und der darunter liegenden Teile bewirken. In der späteren Zeit des embryonalen Lebens können dann die Stränge selbst wieder verschwinden, während die durch dieselben gesetzten Defekte übrig bleiben. Die cutanen Gebilde, welche sich am Bulbus und den Lidern finden, d. h. die Hautbrücken, Dermoide, Lipodermoide und pterygiumähnliche Bildungen sind dann als die Reste der Insertionen von amniotischen Strängen zu betrachten. Diese Auffassung ist durch die Thatsachen aufs beste gestützt.

Fig. 30.



Hautbrücke, welche den Liddefekt mit der Cornea verbindet. Nach v. DUYSE (272).

In dem Falle, welcher der bekannten ersten Arbeit v. DUYSE's (272) zu Grunde lag, wurde eine auf dem unteren Teile der Hornhaut fixierte Hautbrücke gesehen, welche nach unten innen verlief und auf dem V-förmigen Defekte des unteren Lides inserierte. Unter derselben konnte zwischen beiden Anheftungspunkten eine Sonde durchgeführt werden. Die Brücke bestand histologisch aus allen

Teilen der Haut, nur Schweißdrüsen fehlten. In diesem Falle waren gleichzeitig zahlreiche angeborene Abschnürungen an den Extremitäten sowie mehrfache Syndactylie vorhanden. Amniotische Bänder, welche in der Mitte der Cornea inserierten und in symmetrischer Weise über die Lider wegzogen, wurden von Polaillon (269), Lannelongue (273) und v. Bruns (268) beobachtet. Durch diese Fälle ist, wie auch v. Duyse betont, der Einwand widerlegt, dass die amniotischen Stränge nicht die symmetrische Lage der Colobome zu erklären vermöchten.

Unter Zugrundelegung der v. Duyse'schen Theorie können wir sagen: Nach ihrer Lage und den sonst vorhandenen Begleiterscheinungen kann ein Teil der Lidcolobome als Teilerscheinung der verschiedenen Formen schräger Gesichtsspalte aufgefasst werden; bei einem anderen Teile ist ein solcher Zusammenhang nicht nachweisbar und nach Lage und Form des Defektes sogar unwahrscheinlich. Trotzdem können beide Formen in letzter Instanz auf dieselbe Ursache — Störung der Entwicklung bezw. Zerstörung nach erfolgter Bildung — durch amniotische Verwachsungen und Stränge zurückgeführt werden. So fände der dem Colobom entsprechende Defekt der Augenbraue seine Erklärung, und ebenso könnten wir uns vorstellen, dass durch Zugwirkung solcher Stränge ein Herabrücken der Teile bewirkt würde. So könnte die in einzelnen Fällen beobachtete Tiefstellung des betreffenden Auges und der Lider sowie die von der behaarten Kopfhaut nach unten gerichtete, zungenförmige Verlängerung allenfalls ihre Erklärung finden. Manche Colobome sind vielleicht nur als Verziehungen des Lides und nicht als wirkliche Defekte anzusehen. So spricht das Vorhandensein von Wimpern im ganzen Colobome (v. Ammon) für die Annahme, dass der Colobomrand dem Lidrande entspricht, und ebenso nimmt Hoppe (278) für seinen Fall nur eine Verziehung und Einknickung des Lides an.

§ 30. Kryptophthalmus. Unter diesem Namen haben Zehender und Manz (I[91]) im Jahre 1872 eine Missbildung beschrieben, deren wesentlichste Eigentümlichkeit darin besteht, dass die Haut der Stirne ohne Unterbrechung auf die Wange zieht und die vorhandenen Augäpfel bedeckt.

In der älteren Litteratur findet sich eine ganze Reihe von Fällen, in welchen eine Lidspalte fehlte und die Haut vollkommen den Eingang der Orbita überzog. Die Mehrzahl derselben sind nicht als Mangel der Lider, sondern als vollständiges Ankyloblepharon aufgefasst worden. Bei sämtlichen wird aber — und das ist der Unterschied gegenüber dem Zehender-Manz'schen Falle — gleichzeitig Mangel der Augäpfel, öfters auch der Augenhöhlen berichtet, so dass also hier eine Kombination von Anophthalmus und Kryptophthalmus besteht. Dieser Zustand wurde ein- sowie doppelseitig gefunden (vergl. die Litteratur, Zusammenstellung bei Himly S. 536—538).

Nun ist freilich zu berücksichtigen, dass in diesen sämtlichen Fällen mikroskopische Untersuchungen der unter der deckenden Haut befindlichen Teile fehlen, so dass das Vorhandensein eines verkümmerten Augapfels nicht auszuschließen ist. Dies lehrt, abgesehen von den beim sog. Anophthalmus ohne Verwachsung der Lider gemachten Erfahrungen, ein neuerdings von Gillet de Grandmont (283) berschriebener Fall, welcher bei einem jungen

Fig. 31.



Kryptophthalmus. Nach v. Duyse (288).

Fasan mit einseitigem, scheinbar vollkommenem Mangel der Lider, des Auges und der Orbita mikroskopisch einen 1 mm langen Bulbus mit wohldifferenzierten Membranen nachwies. Es ist deshalb sehr wohl möglich, dass die sämtlichen oben genannten Fälle nur graduell und nicht prinzipiell verschieden von dem Zehender-Manz'schen gewesen sind.

Die neuere Litteratur weist folgende Fälle von Kryptophthalmus auf: Hocquart (280), Chiari (281), v. Duyse (288) (1889 klinische, 1899 anatomische Beschreibung desselben Falles), Fuchs (282), Otto (284), Bach (285) (Kaninchen), Karmann (286), v. Duyse (288) (neugeborene Taube).

Die Familienanamnese ergiebt einmal Blutsverwandtschaft der Eltern, im übrigen ist sie negativ.

Eine Andeutung einer Lidspalte in Form einer seichten Vertiefung oder einer weißlichen Narbenlinie ist in der Mehrzahl der Fälle vorhanden. Bei Hocquart sah man unterhalb der Augenbraue ein kleines, etwa stecknadelgroßes Loch, um welches die Haut zahlreiche radiäre Falten bildete. Bei Bach bestand rechts vollkommene Verwachsung der Lidspalte, links im temporalen Teile eine Öffnung von $2^1/_2$ mm. Bei v. Duyse (Taube) ergab erst die mikroskopische Untersuchung den Überrest einer Lidspalte.

Deutliche Cilien fehlten in allen Fällen, Augenbrauen fanden sich zweimal; regelmäßig konnten Augäpfel, welche Bewegungen machten, durch die Haut gefühlt werden. Aus der Beweglichkeit war schon klinisch die Anwesenheit von Muskeln zu erschließen.

Auffallender Weise bestand regelmäßig Empfindung für Licht, was man aus der deutlichen Runzelung der Haut bei Einfall grellen Lichtes auf die Stelle der Augen erschließen konnte. Die Runzelung bewies das Vorhandensein eines Orbicularis.

Wegen der Häufigkeit bemerkenswert ist das gleichzeitige Vorkommen von Syndactylie an Händen und Füßen und Missbildungen der Genitalien; ferner wurden Atresia laryngis, ein blindsackförmiger Kanal zwischen Larynx und Pharynx, Hasenscharte, Wolfsrachen, Gesichtsspalte, auffallend kleine Ohrmuschel, Bauchbruch, Aplasie der Nieren beobachtet.

Bei der Seltenheit des Kryptophthalmus ist die verhältnismäßig große Zahl von Sektionsbefunden besonders wichtig. Einschließlich der an Tieren gemachten Untersuchungen liegen sieben anatomische Befunde vor.

Durch dieselben wird zunächst das Vorhandensein eines Orbicularis bestätigt und das eines Levator nachgewiesen.

Die Anomalie war sechsmal doppelseitig, dreimal einseitig.

Schon nach dem klinischen Befunde konnte die Frage, ob das Fehlen der Lidspalte durch Verwachsung der gebildeten Lider oder durch fehlende Bildung derselben erklärt werden müsse, nur für einige Fälle zweifelhaft sein, da in anderen Reste der Lidspalte auf einer oder beiden Seiten vorhanden waren.

Bezüglich der den Bulbus deckenden Haut ergiebt die anatomische Untersuchung Folgendes: Die Lidstruktur war eine sehr mangelhafte, Meibom'sche Drüsen am oberen Lide fanden sich nur bei Bach, ebenso ein Lidknorpel; eine Andeutung davon bei Chiari, während Orbicularis und Levator stets vorhanden waren.

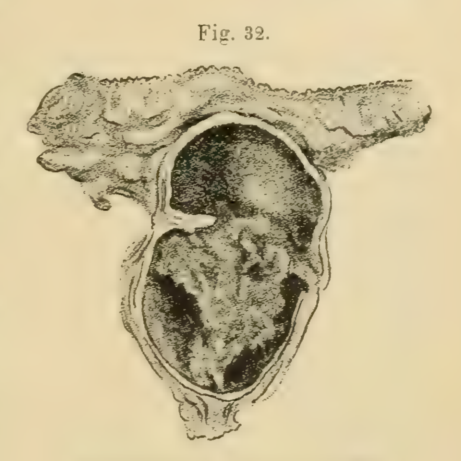
Über das Verhalten der klinisch in einigen Fällen als Raphe sichtbaren Stelle sind die Angaben nicht immer genau, Chiari fand hier deutliches Narbengewebe, v. Duyse vermisste es, giebt aber an, dass das Gewebe der

Cutis hier dichter und eine stärkere Anhäufung von Schweißdrüsen vorhanden war.

Vom Conjunctivalsack fehlte meistens jede Spur, einige Male sind indessen Reste desselben vorhanden. Diese Differenzen können uns natürlich nicht veranlassen, prinzipielle Verschiedenheiten in der Entstehung der einzelnen Fälle anzunehmen.

Die anatomischen Befunde berechtigen uns nicht, in einem Bildungsmangel der Lider, sondern in einer Verwachsung der Lider mit dem Bulbus und untereinander die Ursache des Kryptophthalmus zu erblicken. Die Art, wie der Conjunctivalsack allmählich zu Grunde geht, wird im Falle von Bach durch ausgedehnte Verwachsung der Conjunctiva mit den Lidern und der Cornea sehr schön veranschaulicht. Schwere entzündliche Veränderungen führen schließlich zu vollkommener narbiger Obliteration des Conjunctivalsackes und Verlötung der Lider unter sich und mit dem Bulbus. Die Beschaffenheit der Bulbi stimmt mit dieser Annahme aufs beste überein: denn wir finden regelmäßig die deutlichsten Zeichen schwerer, destruktiver Processe: die Hornhaut in ein gefäßreiches Narbengewebe verwandelt, dabei oft hochgradig ektatisch, narbige Schwarten auf der Hornhauthinterfläche; die Iris entweder mit der Hornhaut verwachsen oder nicht deutlich erkennbar, Linsenrudimente oder völliges Fehlen der Linse bis auf große Blasenzellen, welche von ihr herstammen und der Hornhauthinterfläche anliegen, Eindringen des Glaskörpers in die vordere Kammer, chronisch-entzündliche Veränderungen in Chorioidea und Ciliarkörper, manchmal auch Fehlen desselben, kurz Veränderungen, wie wir sie auch im postfötalen Leben als Ausgänge schwerer Entzündungsprocesse kennen (vergl. Wernicke: Kryptophthalmus cicatriciosus). Als Bildungsanomalien im engeren Sinne können diese Dinge wohl nicht gedeutet werden, sie sind aber verständlich, wenn man sie als die Ergebnisse schwerer entzündlicher Processe ansieht, die hauptsächlich an der Oberfläche des Bulbus lokalisiert sind; ich kann mir dieselben kaum anders wie als eitrige Entzündungen vorstellen, wenn wir auch über das »Wie« der Infektion nichts aussagen können. Haben doch selbst Autoren, welche im übrigen die Entzündung als Ursache angeborener Missbildungen ver-

Fig. 32.



Kryptophthalmus. Nach v. Duyse (258).

werfen, für den Kryptophthalmus jene Annahme nicht umgehen können (z. B. Bach). Ich möchte hier nicht unterlassen, auf folgenden Punkt hinzuweisen: Man liest so oft, bestimmte angeborene Fehler des Auges (Colobom u. a.) könnten nicht als pathologische Produkte angesehen werden, weil sich gleichzeitig oft andere Anomalien am Körper fänden, die als Hemmungsbildungen und nicht als Krankheitsprodukte gedeutet würden. Nun finden sich beim Kryptophthalmus so oft solche Dinge, nämlich Syndactylie und Missbildungen der Genitalien, und doch weist die anatomische Untersuchung die Unmöglichkeit nach, den Kryptophthalmus als Hemmungsbildung anzusehen. Ob Engigkeit der Amnionkappe, wie Kundrat und v. Duyse wollen, allein unsere Anomalie hervorbringen können, lasse ich dahingestellt.

§ 31. Symblepharon, Ankyloblepharon. Als totales angeborenes Symblepharon haben wir den Kryptophthalmus aufgefasst; Formen von partiellem Symblepharon haben beim Lidcolobom Erwähnung gefunden. Die Verwachsung der Lidränder — Ankyloblepharon — ist in großer Ausdehnung bei vielen Fällen von Anophthalmus gesehen worden, wobei die kleine Öffnung dann meist dem inneren Winkel entsprach. Eine teilweise Verbindung vom äußeren Winkel aus, welche sich als Blepharophimosis darstellt, begleitet gewöhnlich einen verkleinerten Augapfel. Ob das Ankyloblepharon als eine entzündliche Verwachsung der Lidränder oder als eine zum Teile ausgebliebene Lösung der normaler Weise bestehenden Verbindung der Lider aufzufassen ist, kann auch heute nicht mit Sicherheit angegeben werden. Es ist wohl möglich, dass bei der normalen Lösung der Lider auch der Druck des wachsenden Bulbus eine Rolle spielt; derselbe fehlt bei Atrophie desselben, und hiermit könnte das häufige Vorkommen der Anomalie bei abnormer Kleinheit des Auges in Einklang gebracht werden.

Ankyloblepharon filiforme adnatum. In vier Fällen (davon einer doppelseitig) wurde bei Neugeborenen ein dünner Strang beobachtet, welcher an der Lidkante etwas verbreitert inserierend das obere und untere Lid verband und eine vollkommene Öffnung der Lidspalte verhinderte. Derselbe war bis zu einem gewissen Grade dehnbar. Wintersteiner (293) und Webster (331), welche genaue anatomische Untersuchungen ausgeführt haben, nehmen meiner Ansicht nach mit Recht an, dass die beiden anderen Fälle mit den ihrigen identisch waren. Danach besteht der Strang aus einem zarten, vascularisierten Bindegewebsfaden, welcher mit Epithel überkleidet ist. Als Ursache wird mit Wahrscheinlichkeit eine Verletzung der Lidkante, etwa mit dem Fingernagel, angesehen, wodurch dann eine Verklebung der Wundränder mit nachträglicher Verwachsung zustande kam. Die Brücke war durch den Versuch, die Lider zu öffnen zu einem

Faden gedehnt. Hasner (289) hatte eine pathologische Efflorescenz der Haut als Ursache für die Verwachsung in seinem Falle angenommen, weil das Kind eine solche an der Wange zeigte. Auf beide Arten wäre das Zustandekommen der Verwachsung wohl zu erklären, dagegen nicht als partielles Bestehenbleiben der normalen Verwachsung der Lidränder, da es sich um einen gefäßführenden Strang handelt.

§ 32. Mikroblepharie, Entropium, Ectropium, Ptosis. Angeborene abnorme Kürze der Lider wird von Fuchs (290) auf Grund von drei Beobachtungen beschrieben; dabei wird das Auge trotz kräftiger Wirkung des Orbicularis nicht vollständig geschlossen, es kommen deshalb xerotische Erkrankungen der Cornea vor. Nur im ersten Falle war die Anomalie sicher, in den beiden anderen mit Wahrscheinlichkeit kongenital.

Als partielle Ablepharie oder Mikroblepharie sind übrigens auch in der älteren Litteratur einige Fälle beschrieben worden, so waren in einem Falle von Friderici (I [89]) nach Cornaz's (I [3]) Angaben die Bulbi von kleinen Hautwülsten umgeben, die wohl als rudimentäre Lider zu deuten sind. Seiler (I [83]) hat einen Fall beschrieben, in welchem ein sehr prominenter Bulbus von einer circulären, kaum 5 mm hohen Hautfalte umgeben war; die Breite der Lidspalte betrug 24 mm.

Gallenga (292) hat dann neuerdings eingehendere Untersuchungen über Mikroblepharie angestellt:

Die histologischen Veränderungen bestanden im wesentlichen in unregelmäßiger und ungleicher Ansbildung und Verteilung der einzelnen Lidbestandteile, nämlich des Tarsus, der Meibom'schen Drüsen, Orbicularisfasern und Cilien. Betreffs der Einzelheiten muss auf das Original oder das genaue Referat in Michel's Jahresbericht verwiesen werden.

Jene Fälle, in welchen bei völlig mangelndem oder wenigstens stark verkümmertem Gesicht (Aprosopa) auch die Augenlider fehlen, haben kein speziell ophthalmologisches Interesse.

Entropium und Ectropium. Angeborenes Entropium des unteren Lides ist isoliert vorkommend eine sehr seltene Anomalie.

Nach Angabe von Guibert (291) soll die mangelnde Entwicklung des Tarsus die Ursache der Einwärtswendung sein. Etwas öfter wird Entropium bei Epicanthus gefunden (siehe diesen) und relativ häufig bei Mikrophthalmus und Anophthalmus. Hier ist auch das obere Lid beteiligt. Bei Orbitopalpebralcysten pflegt das obere Lid einwärts, das untere auswärts gekehrt zu sein. Ectropium kommt ferner bei angeborener Vergrößerung des Bulbus vor. Angeborene Ptosis wurde bereits öfters erwähnt. Sie kommt bei Anophthalmus, Mikrophthalmus, Epicanthus besonders häufig vor, findet sich aber auch ohne diese Anomalien. Dieselbe soll hier nur

erwähnt werden, ihre ausführlichere Schilderung wird in dem Kapitel »Ätiologie und pathologische Anatomie der Augenmuskellähmungen« erfolgen.

§ 33. Angeborene Distichiasis. Neuerdings hat Kuhnt (296) dieser Anomalie eine eingehendere Betrachtung gewidmet; nach den bisherigen Mitteilungen scheint sie ungemein selten zu sein, doch ist es wohl möglich, dass bei genügender Aufmerksamkeit die Beobachtungen sich mehren würden:

Bei vollständig normalem Verhalten des Lides und normaler Breite des intermarginalen Teiles sprosste außer der normalen Wimperreihe eine ganz regelmäßige zweite Reihe sehr feiner Härchen im hinteren Teile der intermarginalen Kante hervor; den Stellen, an denen die Härchen hervorkamen, entsprachen an einem normalen Lide die Ausführungsgänge der Meibom'schen Drüsen. Die anatomische Untersuchung ausgeschnittener Stücke ergab den überraschenden Befund, dass die Meibom'schen Drüsen vollkommen fehlten und an ihrer Stelle sich die abnormen Cilien befanden. Die Moll'schen und Krause'schen Drüsen waren dagegen ungewöhnlich stark entwickelt.

Kuhnt fasst den Befund als eine heterotopische Bildungsanomalie auf, derart, dass nicht nur an der vorderen, sondern gleichzeitig an der hinteren Lidkante Wimpern angebildet wurden, wodurch den immer erst später zur Entwicklung kommenden Meibom'schen Drüsen gewissermaßen der Platz genommen ward. Nicht ganz so sicher wie in diesem Falle sind als kongenital zu deuten die Beobachtungen von Becker und Herrnheiser, die Kuhnt citiert (siehe seine Arbeit), ferner die von Stephenson (294) und Ischreyt (295). Kongenitale Distichiasis mit Vererbung erwähnt Westhoff.

§ 34. Epicanthus. Unter diesem Namen beschreibt v. Ammon (I[105]) eine eigentümliche Missbildung im inneren Augenwinkel, welche nach seiner Auffassung auf einer excessiven Entwicklung der Haut an der Nasenwurzel beruht. Dieselbe, welche übrigens schon vor ihm Schön (243) gesehen hatte, besteht in einer Hautfalte, welche im inneren Augenwinkel vom oberen Lid auf das untere übergeht und mit einem lateralwärts konkaven, freien Rande die eigentliche Lidcommissur sowie die hier gelegene Carunkel und die Thränenpunkte, ja bei besonderer Breite noch eine größere mediale Lidpartie deckt. Die Falte ist also eine Commissur der Lidhaut, nicht etwa der eigentlichen Lidränder, welche sich, ohne miteinander in abnorme Verbindung zu treten, in gewöhnlicher Weise frei unter die Falte verfolgen lassen. Überhaupt zeigt sich in bezug auf die Beschaffenheit des medialen Canthus, Lage der Thränenpunkte, Carunkel meist keine Anomalie. In dem Falle v. Forster's (298) fehlte eine Carunkel.

Die Falte ist eine einfache Hautduplikatur, welche mit der Haut des Nasenrückens in direkter Verbindung steht bezw. von ihr ausgeht. Sie ist fast immer doppelseitig, wenn auch schon v. Ammon selbst eine einseitige gefunden und abgebildet hat. Die Missbildung kann ganz oder zum größten Teil zum Verschwinden gebracht werden, wenn man die Haut auf dem Nasenrücken in eine longitudinale Falte aufhebt, womit auch ein Fingerzeig für ihre operative Heilung gegeben war.

Der bei Erwachsenen vorkommende Epicanthus darf dem bei ganz jungen Kindern so häufigen, ähnlichen Zustande deshalb nicht ohne weiteres



Fig. 33.



Epicanthus. Nach v. Ammon.

gleichgestellt werden, weil er meistens noch von anderen Bildungsfehlern begleitet ist, die bei jenem fehlen. Hierher gehören vor allen Dingen der Strabismus convergens, der nicht nur ein scheinbarer, durch die Bedeckung der nasalen Teile der Sclera hervorgerufener ist, ferner die Ptosis und mangelhafte Beweglichkeit des Bulbus besonders in der Richtung nach oben. Diese Eigentümlichkeiten wurden besonders durch v. Graefe hervorgehoben, welcher so zu der Ansicht gelangte, dass das Wesentliche bei unserer Missbildung nicht die Hautfalte, sondern eine Insufficienz einzelner Zweige des Oculomotorius sei.

Bach (285) hat in einem Falle von beiderseitiger, angeborener Ptosis und geringer Epicanthusbildung anatomisch sehr geringe Entwicklung des Levator und R. sup. gefunden.

Manz meint, dass man mit Rücksicht auf die Insufficienz einzelner Oculomotoriusäste auch den Strabismus convergens durch Abducensparese

erklären müsse, indessen ist durch die Annahme nervöser Störungen der Epicanthus nicht zu erklären.

Die ganz seltenen sonstigen Komplikationen (Mikrophthalmus de Wecker und Martin und »tumeurs lacrymales« de Wecker, I[107]) bringen uns einem Verständnis ebenfalls nicht näher. Manz (I) hält es für nicht unwahrscheinlich, dass für den Epicanthus und die ihn begleitenden Anomalien eine gemeinsame Ursache im Bau und in der Entwicklung der betreffenden Teile des Gesichtsskelettes liege; eine anatomische Grundlage für diese Auffassung fehlt uns aber auch heute noch. Eine niedrige Nasenwurzel, bedingt etwa durch abnorm frühe Verknöcherung, oder ein besonders geringer Abstand der Orbitae giebt keine ausreichende Erklärung, abgesehen davon, dass beides nicht nachgewiesen ist. Am wenigsten ist wohl an einen einfachen Hautluxus an der betreffenden Stelle zu denken. Man hat zur Erklärung auch Rasseneigentümlichkeiten und hereditäre Einflüsse heranziehen wollen. Das Vorkommen einer dem Epicanthus ähnlichen Falte bei den Mongolen hat auf den Gedanken gebracht, dass zur Zeit der Hunneneinfälle mongolisches Blut in jene Familien kam, die Mitglieder mit Epicanthus zeigen, so dass man denselben als Atavismus auffassen könnte. Für sehr wohlbegründet wird man solche Hypothesen kaum ansehen können.

Heredität ist mehrfach nachgewiesen; in einem von Manz erwähnten Falle aus der v. Graefe'schen Klinik hatten fünf Geschwister dieselbe Anomalie, während die fünf anderen frei waren.

Die auffallendste Beobachtung, wo der Epicanthus in mehreren Generationen nachweisbar ist, führe ich hier an.

Steinheim (299) berichtet Folgendes: Zwei Geschwister, davon eines mit geringem, das andere mit starkem Epicanthus und Ptosis. Der Vater hat mäßigen Epicanthus, aber ausgesprochene Ptosis. Nach genauer Erinnerung des Vaters besaß der Urgroßvater desselben die gleiche Missbildung. Von seinen fünf Kindern waren drei betroffen. Von diesen drei sind zwei ausgewandert, über ihre Nachkommenschaft ist nichts bekannt. Der dritte hatte zwei Kinder, davon eines mit der Missbildung; dieses hatte fünf Kinder, davon drei mit derselben behaftet; diese drei sind verheiratet. Nr. 1 hat drei Kinder, davon eines betroffen, Nr. 2 hat vier Kinder, davon zwei betroffen, Nr. 3 sechs Kinder, davon drei betroffen.

Während der typische Epicanthus sich am inneren Lidwinkel findet, haben Sichel (I[108]) und Chevillon (I[109]) je einen Fall als Epicanthus externus auf Grund der Ähnlichkeit des Befundes beschrieben. Ob es sich hierbei um wirklich analoge Fälle handelt, muss dahingestellt bleiben.

V. Dermoide und Teratome des Bulbus und der Orbita.

§ 35. Dieselben kommen am Bulbus und in der Umgebung desselben vor und können nach ihrer anatomischen Beschaffenheit eingeteilt werden in 1. Lipodermoide, 2. Dermoidcysten.

Die ersteren finden sich als gelbliche, halbkugelige oder mehr flache Geschwülste am häufigsten außen oder unten außen am Cornealrande. Sie gehören im wesentlichen der Bindehaut an, können aber auch ein Stück über den Cornealrand hinüberragen. Weniger häufig sind die subconjunctivalen Lipodermoide, welche die Gegend der Übergangsfalte einnehmen, in seltenen Fällen aber auch von hier bis zum Cornealrande reichen können. Ihr Lieblingssitz ist zwischen Rect. sup. und Rect. ext. Am seltensten sind die Lipodermoide der Carunkel, von welchen Nobbe (309) drei Fälle aus der Litteratur anführt. Ferner sind Dermoide auf der Cornea beobachtet worden, von welchen die wichtigsten noch erwähnt werden sollen.

Ganz selten sind, wenn man von den Dermoidcysten absieht, die Dermoide der Orbita. Hier sei der merkwürdige Fall von Wagenmann (306) erwähnt, welcher bei scheinbarem Anophthalmus in einem gestielten Dermoid der Orbita die Reste eines Augapfels eingeschlossen fand. Ein ähnlicher Fall wird von Sgrosso (308) bei einem Schweinsfötus beschrieben.

Die Dermoide stellen sämtlich angeborene Anomalien dar; ein Teil derselben behält die ursprüngliche Größe während der ganzen Lebenszeit und giebt deshalb höchstens aus kosmetischen Gründen Veranlassung zur Behandlung, während ein anderer Teil wegen ausgesprochenen Wachstums operative Beseitigung erfordert. Die Dermoide zeigen die charakteristischen Bestandteile der äußeren Haut: Epidermis, Haarbälge, Schweißdrüsen, Fettgewebe, in seltenen Fällen hyalinen Knorpel (Talko, 305, Rieke, 307, Gallenga, 304, Cohn, 310) und Knochenstückchen (Wagenmann, 306). In den subconjunctivalen Lipodermoiden sind die gleichen Bestandteile oft allerdings sehr spärlich vertreten; untersuchte man indessen an Serienschnitten und musterte sämtliche Schnitte, so konnte man die cutanen Bestandteile und damit den teratoiden Charakter der Tumoren regelmäßig nachweisen (Nobbe). Tubuloacinöse Drüsen, welche besonders in den Randteilen einiger Lipodermoide gefunden wurden, sind vielleicht als Krause'sche Drüsen des angrenzenden Gewebes anzusehen (Nobbe).

Komplikationen von seiten des Auges wurden sehr häufig, in etwa 65 % der Fälle gesehen: Colobom der Lider, Corektopie, Lähmung des Abducens und des Levator, Colobom der Aderhaut und Iris, Veränderungen an Papille und Macula. In einem Falle bestand gleichzeitig Ichthyosis hystrix. Auch an anderen Köperstellen kommen gleichzeitig Dermoide vor, ferner Gaumenspalte, Hasenscharte, Gesichtsspalte u. s. w. (vergl. Abschnitt Lidcolobom).

Wegen ihrer besonderen Seltenheit seien die cornealen Dermoide angeführt:

Emmert (302): Congen. Dermoid im Centrum der Cornea eines Kalbes, mit 4 1/2 cm langen Haaren besetzt. Cutisgewebe ohne Schweißdrüsen, zahlreiche Pigmentzellen.

Schmidt-Rimpler (303): Kalbsauge. Auf der Cornea ein Hautstück mit Haaren, den größten Teil der Cornea einnehmend, nicht auf die Sclera übergehend, Iris mit dem Cornealrudiment verwachsen, keine vordere Kammer. Die Linse ragte in das Dermoid hinein und besaß dementsprechend eine Abschnürung.

Swanzy-Leber (301): Ungewöhnlich großer angeb. Tumor bei einem achtmonatlichen Kinde. Ganze Cornea bis auf einen schmalen Saum von einem gewöhnlichen Dermoid eingenommen, welches durch einen kurzen, dicken Stiel mit einer zur Lidspalte heraushängenden Dermoidgeschwulst in Verbindung stand. Bei der Operation wird der Bulbus eröffnet, Glaskörper fließt ab, Linse fehlt, an Stelle der Cornea Bindegewebe, die Iris damit verwachsen, Kammer fehlt.

Bernheimer (258): Zwei große, der Cornea aufsitzende Dermoidgeschwülste, anat. Totales Hornhautstaphylom, Cornea fast ganz durch das Dermoid ersetzt, Descemet mehrfach perforiert und eingerollt.

Manfredi (300): In normaler Orbita erbsengroßes Kügelchen, mit einer weißliche Haare tragenden Haut bedeckt. Bei Abtragungsversuch fließt Glaskörper und etwas Pigment aus dem winzigen Bulbus.

Reymond-Gallenga (304): Fast die ganze Hornhaut einnehmendes Dermoid mit einzelnen Schweißdrüsen, Talgdrüsen, Haaren.

Leber-Cohn (310): Großes corneales Dermoid mit acinösen Drüsen, hyalinem Knorpel, Fettinseln. Perforation der Descemet, Verwachsung der vollkommen ausgebildeten Iris mit der Cornea, Perforation der Linsenkapsel, Verwachsung der Linse mit Cornealrest und Iris, Katarakt.

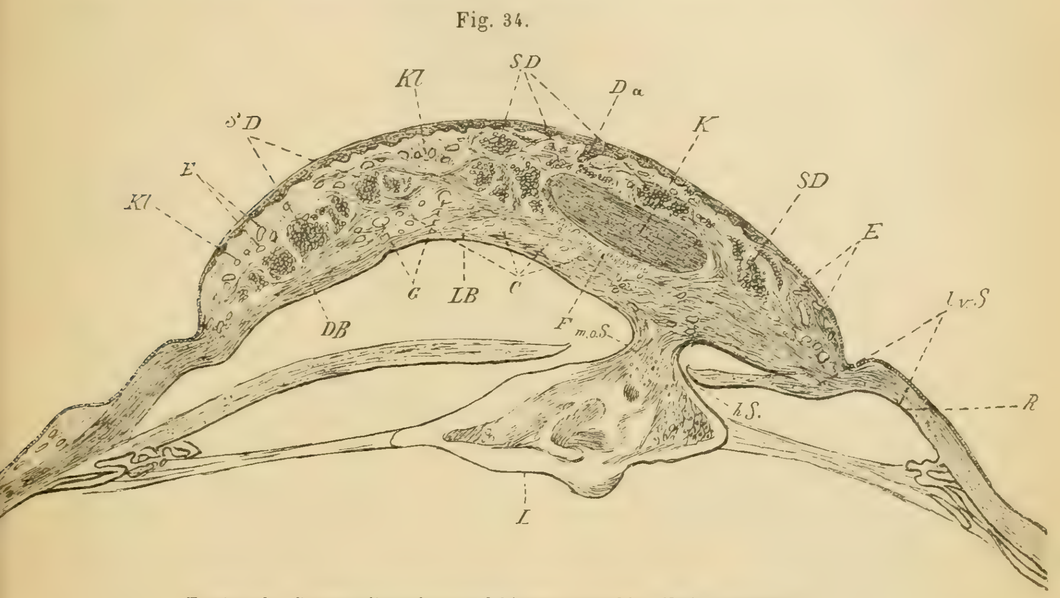
Die Dermoide werden als Reste amniotischer Verwachsungen mit dem Bulbus aufgefasst. Ihre Entstehung muss daher in die ersten zwei Monate des fötalen Lebens verlegt werden, da mit dem Schlusse der Lidspalte, welcher im dritten Monate erfolgt, die Ausbildung einer solchen Synechie unmöglich wird. Ein später durch Amnionverwachsung entstehendes Dermoid wäre wenigstens nur mit gleichzeitigem Lidcolobom verständlich.

Nun sind die vorhin angeführten Fälle von Dermoid deshalb so besonders interessant, weil sie der Erklärung des Zusammenhanges zwischen Dermoid und den übrigen Veränderungen am Auge (Staphylom, vordere Synechie u. s. w.) erhebliche Schwierigkeiten in den Weg legen, die von den meisten Autoren nicht genügend beachtet wurden. Die Perforation und Einrollung der vollkommen ausgebildeten Descemet sowie die vollständige Entwicklung der Iris, welche partiell mit der Hornhaut verwachsen war (am klarsten der Fall von Cohn), beweisen, dass die Erkrankung, welche zu jenen Veränderungen führte, erst in einer relativ späten Zeit des embryonalen Lebens eingetreten sein kann, während wir die Entwicklung des Dermoids in die ersten zwei Monate verlegen mussten. **Bernheimer** hat in seinem Falle zwei Möglichkeiten erwogen: 1. Primär das Dermoid,

durch Zerrung des amniotischen Stranges sekundär Entzündung mit Erweichung der Hornhaut. 2. Primär die Keratitis, welche einerseits zu Verwachsungen mit dem Amnion, andererseits zu Perforation und Synechie führt.

Beide Möglichkeiten sind nach der obigen Darlegung unwahrscheinlich, wir können nur einen loseren Zusammenhang zwischen Dermoid- und

Fig. 34.



Teratom der Cornea mit vorderer und hinterer Synechie. Nach Cohn (310).

Bulbuserkrankung annehmen, vielleicht in der Weise, dass sich an derselben Stelle zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung entzündliche Vorgänge abspielten.

Für die Annahme, dass das Dermoid als auf die Cornea hinübergezogenes Gewebe der Plica zu betrachten sei, welche sich auf den Befund von hyalinem Knorpel und Drüsen in demselben stützt (Gallenga, 304, Cohn, 310), liegen keine ausreichenden Gründe vor, da Knorpel sowie Drüsen auch in subconjunctivalen Lipodermoiden zwischen Rect. sup. und ext. gefunden wurden, wohin sie doch unmöglich von der Plica aus gelangt sein können.

Man sieht also, dass hier noch manche Fragen ungelöst sind.

§ 36. **Die Meningocelen und Encephalocelen der Orbita** sowie die daselbst vorkommenden **Dermoidcysten** sollen hier nicht näher besprochen werden (siehe unter »Krankheiten der Orbita«).

VI. Angeborene Anomalien der Thränenorgane.

§ 37. Dieselben sind im ganzen ziemlich selten, und bei einer Anzahl der in der Litteratur aufgeführten Fälle ist nicht mit genügender Sicherheit nachgewiesen, dass es sich wirklich um angeborene Fehler handelt.

Von manchen Autoren wird versucht, eine scharfe Grenze zwischen Bildungsanomalien und angeborenen Krankheiten zu ziehen, was mir aber nur für ganz bestimmte Fälle zulässig erscheint.

Folgende angeborene Fehler des thränenableitenden Apparates werden beschrieben:

1. Atresie der Thränenpunkte bei freiem Lumen der Kanälchen und normalem Verhalten der übrigen Thränenwege. Das hierbei beobachtete Thränenträufeln konnte durch einfache Durchstoßung der Epitheldecke, welche die Mündung des Kanälchens verschloss, leicht beseitigt werden.

2. Fehlen aller oder einzelner Thränenpunkte, wobei das dazu gehörige Kanälchen entweder vorhanden war oder nach Angabe der Autoren ebenfalls fehlte. Den Mangel der Thränenpunkte könnte man so deuten, dass die Kanalisation des ursprünglich soliden Epithelzapfens, aus welchem das Röhrchen entsteht, nicht bis zum Conjunctivalsacke reicht. Immerhin erscheint es mir auch möglich, dass eine intrauterine Conjunctivitis zum völligen Verschluss der Thränenpunkte geführt hat. Beobachten wir ein solches Vorkommnis doch auch bei Erwachsenen. Die mir bekannten Angaben über angeborenen Mangel der Thränenröhrchen halte ich nicht für beweiskräftig.

So beschreibt Emmert (311) einen sechsjährigen Knaben mit Mangel aller vier Thränenpunkte. Nach vielfachen vergeblichen Versuchen, in ein Thränenröhrchen zu gelangen, kommt E. zu der Überzeugung, dass auch diese fehlen. Er macht einen Einschnitt in den Sack und hält die Fistel offen, zu welchem Zwecke, vermag ich nicht einzusehen.

Magnus (329) hat bei einem 22jährigen Mädchen mit Thränensackblennorrhoe die unteren Thränenpunkte vermisst und auch durch Incision vergeblich versucht, das Lumen eines unteren Kanälchens zu erreichen. Bei dem Alter der Pat. scheint mir ein angeborener Defekt unbeweisbar; die Angaben der älteren Litteratur sind ebenfalls nicht sicher zu verwerten.

3. Eine wohl zweifellos angeborene und nicht sehr seltene Anomalie, welche mit fötalen Erkrankungen nichts zu thun hat, ist das Vorkommen überzähliger Thränenpunkte und -kanälchen. Dieselben kommen etwas häufiger an den unteren Lidern vor. Der überzählige Thränenpunkt stellt entweder eine zweite Öffnung eines einzelnen Kanälchens dar oder er führt in ein besonderes Röhrchen, welches sich meist mit dem anderen vor Einmündung in den Sack vereinigt, in seltenen Fällen aber auch getrennt in diesen münden oder blind endigen kann.

In den Fällen, wo der überzählige Punkt nur eine zweite Öffnung, also gewissermaßen eine Fistel des Thränenröhrchens darstellt, ist der Gedanke an eine traumatische Entstehung nicht ganz von der Hand zu weisen.

Da die Thränenröhrchen durch Aussprossung von der Epithelleiste, welche die Anlage des Tränenkanals darstellt, entstehen, so müsste man bei Verdoppelung des Röhrchens an eine abnorme Gabelung der Sprossen denken.

4. Angeborener Mangel des Thränensackes allein soll von Beyer (314) beobachtet sein. Jurine sah nach Himly an Stelle des Nasenkanals nur Knochensubstanz, dabei fehlten die vier Thränenpunkte und -kanälchen. Völliger Mangel der Thränenwege wird in einer Anzahl älterer, natürlich nicht durch mikroskopische Untersuchung kontrollierter Fälle angegeben, die von Vossius (317) angeführt werden.

In neuerer Zeit wurde in zwei Fällen von Selenkoff (315) und Landow (316) einseitiges Fehlen der Thränenwege beschrieben bei Individuen mit Rüsselbildung infolge Fehlens einer Nasenhälfte. Auf der anderen Seite war die Nase sowie die Thränenwege normal. Landow erklärt die Missbildung durch die Einwirkung amniotischer Verwachsungen.

5. Angeborene Thränensackfisteln sind schon in einer ganzen Reihe von Fällen beschrieben worden. Ihre Lage entspricht den im späteren Leben entstandenen. Meist handelt es sich um Haarfisteln mit glatten Rändern, seltener sind letztere ausgesprochen verdickt. Das aus der Fistel entleerte Sekret war entweder klar, oder es bestand außer der Fistel ausgesprochene eitrige Thränensackentzündung.

Von einigen Autoren ist eine solche Fistel als Hemmungsbildung gedeutet worden. Sie stellen sich vor, dass die Epithelleiste, welche am Boden der Augennasenrinne sich in die Tiefe senkt und normaler Weise abschnürt, an einer umschriebenen Stelle ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm bewahrt habe, dass aber trotzdem der Verbindungszapfen auch kanalisiert sei. Obgleich man nicht imstande ist, eine solche Auffassung bündig zu widerlegen, so scheint mir dieselbe doch äußerst gezwungen und mindestens völlig entbehrlich. Ich sehe keinen Grund ein, warum man nicht in allen Fällen die Fistel als das Resultat einer fötalen Thränensackentzündung ansehen soll, besonders da das Vorkommen der letzteren absolut feststeht und öfters noch zum Überfluss Fistelbildung und Eiterung gleichzeitig angetroffen wurden. In solchem Falle die Fistel als Hemmungsbildung, die Blennorrhoe als Fötalkrankheit zu deuten, wie es Adler (313) thut, erscheint mir unzulässig.

6. Die kongenitale Dacryocystoblennorrhoe sei hier nur gerade erwähnt, ihre nähere Besprechung gehört in das Kapitel »Krankheiten der Thränenorgane«. Nur sei betont, dass Peters (318) besonders nach-

drücklich betont, in der Mehrzahl der hierher gehörigen Fälle sei die Ausmündung des Thränensackes nach der Nase durch eine zarte, aus der Fötalzeit persistierende Membran verlegt. Einen anatomischen Befund von unvollständiger Öffnung des Ductus nasolacrymalis mit Dacryocystitis congenita hat CIRINCIONE (332) mitgeteilt.

7. Als ganz merkwürdige Anomalien seien hier noch kurz die Beobachtungen von KRASKE (312) und v. DUYSE und RUTTEN (279) erwähnt, wo mit dem Thränensack ein Kanal in Verbindung stand, welcher in der mit einer Hasenscharte versehenen Lippe mündete. Es handelte sich um Individuen mit Gesichtsspalten und Lidcolobomen. Die Erklärungsversuche für die Entstehung jenes Kanales sind in den betreffenden Arbeiten nachzulesen.

VII. Angeborene Farbenanomalien des Auges.

§ 38. Albinismus. An sämtlichen normaler Weise Pigment führenden Teilen des Körpers fällt ein völliger Mangel oder wenigstens eine äußerst geringe Entwicklung desselben auf. Am meisten natürlich am Auge, als dem am reichsten pigmentierten Organe des menschlichen Körpers. Der Albinismus ist ein Allgemeinleiden; hier haben wir aber nur die Eigentümlichkeiten zu besprechen, welche am Auge des Kakerlaken hervortreten.

Die schon von GEOFFROY ST. HILAIRE herstammende Einteilung der Leucosis (Weißsucht) in eine L. perfecta, imperfecta und partialis lässt sich auch auf das Auge anwenden, indem jene zwei ersten Klassen verschiedene Grade des Pigmentmangels, die letzte eine besondere räumliche Beschränkung desselben in den einzelnen Teilen jenes Organes bezeichnet. Von den Neben- und Schutzorganen desselben nehmen die Wimpern und Augenbrauen sowie die Lider in gleichem Maße an den Veränderungen teil, welche der Haut und den Haaren überhaupt bei den Kakerlaken zufallen. Bei den hohen Graden des Albinismus sind jene ganz farblos, aber doch nicht weiß wie das Greisenhaar, meistens besonders fein, obschon man auch ziemlich derbe Cilien sehen kann; häufig haben dieselben eine schwach gelbliche Farbe und nähern sich so der blonden Behaarung. Der Gesamtausdruck des Kakerlakengesichtes ist vorzüglich der der Lichtscheu; der Kopf ist meist etwas gesenkt, die Augen fast oder ganz geschlossen, es kommen aber auch Fälle vor, wo die Lichtscheu gar nicht sehr erheblich und die Augenspiegeluntersuchung sehr wohl möglich ist; die sehr dünne, rötlich durchschimmernde Lidhaut ist bei vorhandener Lichtscheu durch die energischen Zusammenziehungen des Orbicularis meist gefaltet und schon bei gewöhnlichem Tageslichte in zitternder Bewegung. Wird das Auge etwas geöffnet, so zeigt sich die Lidbindehaut gewöhnlich etwas hyperämisch, die des Bulbus von einigen Gefäßen durchzogen, und unter ihr eine dünne

Sclera, welche aber hier nicht wie sonst in diesem Zustande einen bläulichen, sondern einen rötlichen Ton hat, da eben kein Pigment, sondern nur der Inhalt der Blutgefäße der Chorioidea durschschimmert.

Sehr häufig ist Nystagmus, öfters Strabismus notiert.

Eine stärkere Hornhautkrümmung, welche schon in der älteren Litteratur mehrfach angegeben wurde, konnte Manz (319) bei der genauen Untersuchung von drei Fällen nicht finden, dagegen sah sie Mayerhausen (321) in einem Falle (Hornhautradius = 6,5 mm).

Die Farbe der Iris wird verschieden beschrieben: rosa, lila, weißlichgelblich, die Art des Lichteinfalls ist dafür auch von Bedeutung. Ihre Struktur zeigt sich nur insofern verändert, als wegen einer mangelhaft entwickelten, unpigmentierten Uvea die radiären Pfeiler besonders kräftig hervortreten, während das spärliche, cirkulär angeordnete Gewebe das aus dem Auge ausstrahlende Licht gut durchlässt.

Das Pupillenspiel ist entsprechend der starken Lichtempfindlichkeit ein besonders lebhaftes; die Pupille ist gewöhnlich sehr eng und erweitert sich auch bei schwacher Beleuchtung nicht stark.

Der Augenhintergrund ist sehr hell und zeigt natürlich außer den Netzhautgefäßen die Struktur der Chorioidea aufs deutlichste. Fälle, in denen sich die Papille gar nicht von der Umgebung abgrenzt (Mayerhausen, 321) stellen entschieden Ausnahmen dar.

Die Sehstörungen der Albinotischen sind hier nur kurz zu erwähnen: außer der Lichtscheu, die sich besonders gegenüber dem diffusen Tageslicht geltend macht, ist bei fast allen eine ausgesprochene Amblyopie vorhanden, während Gesichtsfeld und Farbensinn in einigen daraufhin genauer untersuchten Fällen normal gefunden wurden. Refraktionsanomalien sind nicht regelmäßig, doch kommen Myopie und Astigmatismus nicht selten vor.

Von dem beschriebenen pigmentlosen Auge giebt es nun verschiedene Grade und Annäherungen an das Auge mit pigmentarmer Iris und Chorioidea, welche als Leucosis imperfecta bezeichnet worden sind. Man sollte annehmen, dass die vorhandene bezw. fehlende Pigmentierung des Pigmentepithels einen durchgreifenden Unterschied zwischen sehr hellen normalen und unvollständig albinotischen Augen darstellte, indessen bestätigt dies die anatomische Untersuchung nicht.

Dieselbe hat zunächst die Unrichtigkeit älterer Angaben (Buzzi I [115]), welche das Fehlen des retinalen Epithels behaupteten, festgestellt; dann aber ferner gezeigt, dass in Augen, welche klinisch zu den albinotischen gerechnet werden mussten, völliger Pigmentmangel nur im Stroma der Chorioidea und Iris bestand, während das retinale Epithel zwar spärlich, aber doch deutlich pigmentiert war. Dies Verhalten gilt natürlich nur für unvollständigen Albinismus, den gänzlichen Pigmentmangel auch im Epithel kann man jederzeit leicht bei albinotischen Kaninchen zur Anschauung bringen.

Die eigentliche Entstehungsursache des angeborenen Albinismus ist noch durchaus dunkel. Heredität spielt dabei wohl sicher eine erhebliche Rolle, wenn auch das Vorhandensein der gleichen Anomalie in der Ascendenz keineswegs besonders häufig nachweisbar ist; dagegen sind manchmal Geschwister betroffen. Es ist gewiss nicht unberechtigt, da, wo in der Vorgeschichte nichts von Albinismus bekannt ist, an einen Atavismus zu denken; denn die Erblichkeit der Anomalie steht durch die Beobachtungen an Tieren außer Zweifel. Mansfeld (I S. 117) hat den Albinismus für eine Hemmungsbildung erklärt, wobei ja aber natürlich völlig unaufgeklärt bleibt, welcher Umstand die Bildung des Pigmentes hemmt; ob hier eine Allgemeinerkrankung des Fötus vorliegt, welche zu einer fehlerhaften Zusammensetzung des Blutes führt, oder etwas anderes, wissen wir nicht. An die erste Möglichkeit kann gedacht werden, da nach den Untersuchungen von Scherl (322) das erste Auftreten von Pigment an die Entwicklung der Blutgefäße gebunden ist. Der Pigmentmangel im retinalen Epithel beweist jedenfalls, dass die Schädlichkeit, welche ihn veranlasst, bereits zu einer sehr frühen Zeit des embryonalen Lebens wirksam sein kann, während der Pigmentmangel in Chorioidea und Iris einem Stehenbleiben des Auges auf dem Zustande des Neugeborenen entsprechen würde, wo die Pigmentierung dieser Teile noch minimal ist.

Es ist interessant, dass in dem Falle von »reinem« Mikrophthalmus, den Hess (62) beschrieben, die Chorioidea pigmentlos war und das Auge nach dem Zellreichtume der Gewebe den Typus des Neugeborenen zeigte.

Die im normalen Auge nach der Geburt weiterschreitende Pigmentierung kommt auch bei Albinotischen vor; hierdurch wie durch die zunehmende Verdichtung von Iris und Sclera kann die so störende Blendung wesentlich gemildert werden.

§ 39. Melanosis oculi. Der Pigmentgehalt in den einzelnen Teilen des Auges ist schon normaler Weise ein äußerst wechselvoller, besonders auffällig ist dies bei der gewöhnlich nur spärliche Pigmentzellen führenden Sclera, welche bei gewissen Menschenrassen ebenso wie bei vielen Tieren sehr zahlreiche intensiv pigmentierte Zellen führt.

Solche Fälle werden aber noch nicht als Melanosen bezeichnet, sondern hierfür erscheint charakteristisch die besonders starke Pigmentierung in Form umschriebener Flecken. Solche kommen an den Lidern, in der Conjunctiva, Sclera, im Sehnerven, vor allem aber in der Chorioidea und Iris vor. In letzterer schließt sich die Melanose entweder an die normale Architektur an, sie erscheint im kleinen oder großen Kreise oder im Pupillarrande, oder sie bildet Streifen, welche quer durch die Iris ziehen, oder sie zeigt sich in Gestalt größerer und kleinerer, brauner und braunschwarzer Flecken, welche meistens über das Gewebe ganz unregelmäßig zerstreut

sind, manchmal aber auch symmetrische Anordnung auf beiden Augen zeigen können.

Als schwarzer Sehnerv ist in einigen Fällen eine eigentümliche Anomalie der Papille beschrieben worden, welche statt ihrer normalen Farbe eine grauschwärzliche aufwies (Hirschberg, 320 u. a.).

Beiderseitige angeborene Melanose der tiefsten Schichten der Hornhautmitte beschreibt Krukenberg (325). Hier dürfte es sich wohl um Einschleppung von Pigment aus anderen Teilen des Auges handeln.

Die wichtigste Bedeutung der angeborenen Melanosen liegt darin, dass sie nicht allzuselten den Ausgangspunkt für die Entwicklung bösartiger Geschwülste abgeben.

Einen sowohl durch die enorme Ausbreitung der Melanose in Conjunctiva, subconjunctivalem Gewebe, Sclera und Lidern als auch durch die eigentümliche Art der anschließenden Geschwulstbildung ausgezeichneten Fall hat Leber (324) auf der Heidelberger Versammlung im Jahre 1898 vorgestellt.

§ 40. Als Heterochromie wird ein eigentümliches Verhalten der Iris bezeichnet, welches darin besteht, dass entweder die Regenbogenhaut beider Augen verschieden gefärbt ist oder, was noch auffallender ist, dass die Iris desselben Auges aus zwei ungleich gefärbten Hälften besteht, wobei die eine dann in der Regel hellblau oder grau, die andere mehr bräunlich erscheint, ohne dass in der Struktur und Zeichnung eine Abweichung von der Norm besteht. Betrifft die letztere Eigentümlichkeit beide Augen, so hat man von bilateraler Heterochromie oder Dikorus gesprochen.

Man hat dies eigentümliche Verhalten im allgemeinen keiner besonderen Aufmerksamkeit gewürdigt. Indessen hat schon Hutchinson (I[119]) darauf hingewiesen, dass die Ergebnisse von Operationen, die man an solchen Augen ausgeführt, dafür sprechen, dass die innere Organisation derselben keine normale ist. Bei der Seltenheit dieser Fälle kann aber auch der Zufall in dieser Hinsicht eine Rolle gespielt haben. In neuerer Zeit hat Malgat (323) die Behauptung aufgestellt, dass bei verschiedener Färbung der Iris beider Augen die hellere Färbung der Ausdruck eines unvollständigen Albinismus, einer Hemmungsbildung sei. Dass das hiervon betroffene Auge thatsächlich eine fehlerhafte Anlage besäße, ginge daraus hervor, dass es im späteren Alter regelmäßig von Katarakt befallen werde, während das andere davon freibliebe. Eine Bestätigung dieser Angaben ist jedenfalls wünschenswert.

Litteraturverzeichnis.

Bei der sehr großen Zahl von Arbeiten über Missbildungen, von welchen viele nur casuistischen Inhalts sind, ist es nicht zweckmäßig, hier ein vollständiges Verzeichnis der Litteratur beizugeben. Der Umfang desselben würde in keinem Verhältnisse zu dem dadurch erreichbaren Nutzen stehen. Ich beschränke mich deshalb darauf, die im Texte citierten Arbeiten anzuführen, und werde die mit etwas ausführlicheren Litteraturverzeichnissen versehenen durch ein Zeichen (*) kenntlich machen. Jede Arbeit, auch wenn sie verschiedene Missbildungen behandelt, wird nur einmal citiert. Die in der ersten Auflage dieses Buches citierte Litteratur wird nicht wiederholt, die Manz'sche Arbeit wird mit I bezeichnet und die von ihm erwähnten und von mir im Texte wieder citierten Arbeiten werden durch I in Verbindung mit der von Manz benutzten Nummer kenntlich gemacht, z. B. Ad. Weber, v. Graefe's Arch. VIII, 1. S. 337 = I[56].

§ 1. Einleitung.

1880. 1. Samelsohn, Zur Genese der angeb. Missbildungen, speciell des Mikrophth. cong. Centralbl. f. d. med. Wissensch.

2. Deutschmann, Über Vererbung von erworbenen Augenaffektionen bei Kaninchen. Klin. Monatsbl. S. 507.

1881. 3. Deutschmann, Zur path. Anatomie d. Iris- und Aderhautcoloboms. Ebenda. S. 101.

1882. 4. Brown-Séquard, Faits nouveaux établissant l'extrême fréquence de la transmission par l'hérédité d'états organiques morbides. Comptes rend. de l'acad. des sciences. XCIV. S. 697.

1891. *5. Rindfleisch, Beiträge zur Entstehungsgeschichte der angeb. Missbildungen des Auges. v. Graefe's Arch. XXXVII, 3. S. 192.

1892. 6. Hess, Beiträge zur Kenntnis der path. Anatomie der angeb. Missbildungen des Auges. Ebenda. XXXVIII, 3. S. 98.

1894. 7. Bernheimer, Ein Beitrag zur Kenntnis der Missbildungen des Auges. Arch. f. Augenheilk. XXVIII. S. 241.

1895. 8. v. Duyse, Genèse de la corectopie. Arch. d'Ophthalm. XV. S. 738.

9. Hertwig, Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einflusse schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat. XLIV.

1897. 10. Laqueur, Über hereditäre Erkrank. d. Auges. Zeitschr. f. prakt. Ärzte.

*11. Marchand, Kapitel »Missbildungen« in Eulenburg's Real-Encyclopädie.

1899. 12. Leber u. Addario, Angeborene Panophthalmitis mit Bacillenbefund bei einer Ziege, nebst Bemerk. über fötale Augenentzündung und Bildungsanomalien des Auges im allgemeinen. v. Graefe's Arch. XLVIII, 1.

§ 2—12. Colobome des Augapfels.

1861. 13. v. Jäger, Über die Einstellung des dioptr. Apparates im menschlichen Auge. Wien.

1872. 14. Reich, Ein Beitrag zur Lehre vom Col. oculi. Klin. Monatsbl. S. 56.

1875. 15. Schöler, Colob. d. Sehnervenscheide. Bericht über die Sch. Anstalt.

1876. 16. Litten, Colob. chorioid. et retinae inf. circumscr. Virchow's Arch. 67.

1877. 17. Heyl, Colob. lentis. Rep. of the fifth intern. Congr. (Ann. d'ocul. p. 295.)

18. Schmidt-Rimpler, Zur weiteren Kenntnis einiger Missbildungen des Auges. v. Graefe's Arch. XXIII, 4. S. 172.

1878. 19. Haab, Beitrag zu den angeb. Fehlern des Auges. Ebenda. XXIV, 2. S. 257.

20. Pause, Anat. Befund bei einem Colob. d. Iris u. Chor. Ebenda. S. 84.

1879. 21. Bayer, Congen. Bildungsfehler d. Auges. Ärztl. Ber. d. Krankenh. Prag (Nagel's Jahresb. 1881).
22. Lieberkühn, Beiträge zur Anat. d. embr. Auges. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.).
23. Nieden, Vier Fälle von Col. vag. n. opt. ohne weitere Spaltbildung. Arch. f. Augenheilk. VIII. S. 292.
1880. 24. Schmidt-Rimpler, Über Chorioidealcolobome mit Berücksichtigung ihrer Beziehung zur Myopie. v. Graefe's Arch. XXVI, 2. S. 221.
25. Mittelstädt, Zur Morphologie und Genese des Pseudocoloboma iridis. Arch. f. Augenheilk. IX. S. 423.
1881. 26. Rotholz, Zur Ätiologie des Staph. post. sclerae. v. Graefe's Arch. XXVII, 2.
27. Wiethe, Ein Fall von angeb. Deformität der Sehnervenpapille. Arch. f. Augenheilk. X. S. 14.
28. Hirschberg, Über Colobom und Mikrophthalmus. Centralbl. S. 265.
1882. 29. Fuchs, Beitrag zu den angeb. Anomalien des Sehnerven. v. Graefe's Arch. XXVIII, 1. S. 139.
30. Benson, On Col. of the Choroid and the optic n. sheath. Dubl. Journ. med.
31. Mooren, Fünf Lustren ophthalm. Wirksamkeit.
1883. 32. Becker, Zur Anat. der gesunden und kranken Linse.
33. Vossius, Beitrag zur Anat. d. N. opt. v. Graefe's Arch. XXIX, 4.
34. Szili, Der Conus nach unten. Centralbl. Dec.
35. Höltzke, Mikrophthalm. u. Colob. von einem Kaninchen. Arch. f. Augenheilk. XII. S. 147.
36. da Gama Pinto, Beschreibung eines mit Iris und Aderhautcolobom behafteten Auges. Ebenda. XIII. S. 81.
1884. 37. Tartuferi, Studio di un mikroftalmo per cheratite intrauterina etc. Atti della R. acad. di Med. di Torino. VI. p. 335. (Nagel's Jahresb.)
38. Wiethe, Über Scleralstaphylom in der Maculagegend. Arch. f. Augenheilk. XIV. S. 11.
39. v. Duyse, Du colob. central ou maculaire. Ann. d'ocul. 98. S. 139.
40. Schnabel, Über Maculacolob., phys. Excav. u. angeb. Conus. Wiener med. Bl. 6—9.
41. Remak, Ein Fall v. Colob. d. Sehnerven. Centralbl. S. 225.
42. Stood, Zur Casuistik der Missbildungen an d. Sehnervenpapille. Klin. Monatsbl. S. 285.
43. v. Duyse, Contrib. à l'étude des anom. cong. du n. opt. Ann. d'ocul. 91.
44. Thalberg, Zur path. Anat. d. Col. chor. et irid. cong. Arch. f. Augenheilk. XIII. S. 1.
45. Pflüger, Mikrocephalie u. Mikrophthalmie. Ebenda. XIV. S. 1.
46. Makrocki, Anomalien der Iris. Ebenda. S. 73.
1885. 47. Czapodi, Aniridia congen. Szemeszet. 3. p. 52. (Michel's Jahresb.)
48. Franke, Eine eigentüml. cong. Anomalie d. Iris. Centralbl. S. 101.
49. Higgins, Peculiar condition of pupils in a boy. Lancet. 19. Sept.
50. Hirschberg, Ein ungewöhnl. Fall von Colob. d. Augenhäute. Centralbl. S. 233.
51. Birnbacher, Eine angeb. Anomalie am hinteren Augenpole. Arch. f. Augenheilk. XV. S. 159.
52. Schiess-Gemuseus, Ein Beitrag zur Lehre von den angeb. Linsenanom. v. Graefe's Arch. XXXI, 4. S. 53.
53. Vossius, Beitrag zur Lehre von d. angeb. Conis. Klin. Monatsbl. S. 137.
54. Eversbusch, Eine neue Form v. Missbild. d. Papille. Ebenda. S. 1.
55. Hänel, Ein Fall von Art. hyal. pers. Persistenz d. Koelliker'schen Mesodermfortsatzes etc. Inaug.-Diss. München.

1886. 56. v. Duyse, Un nouveau cas de colob. central ou mac. Ann. d'ocul. 96. S. 139.
57. v. Reuss, Ophthalm. Mitteilungen. II. Abt. Wien.
58. Steinheim, Anophth. dexter, Colob. irid. sin. Centralbl. S. 201.
1887. 59. Schiess-Gemuseus, Beiders. angeb. Lidcolob. mit Iriscolob. Klin. Monatsbl. S. 8.
60. Schwalbe, Anat. d. Sinnesorgane.
61. v. Duyse, Un troisième cas de colob. macul. Ann. d'ocul. 98. S. 108.
1888. *62. Hess, Zur Pathogenese d. Mikrophthalmus. v. Graefe's Arch. XXXIV, 3.
*63. Becker, Ein Fall v. Mikrophthalmus congen. Ebenda. S. 103.
64. Randall u. de Schweinitz, Ein Fall von Chor.-colob. nach d. Nasenseite. Arch. f. Augenheilk. XIX. S. 263.
65. de Lapersonne, Col. iridien et chorioidite macul. Arch. d'Ophth. S. 118.
66. Manz, Über die Genese d. angeb. Iriscolob. Ber. über d. intern. ophth. Congr. in Heidelberg. S. 460.
67. Theobald, Fall v. beiders. cong. Irideremie bei einem Kinde, dessen Mutter doppelseitiges Iriscolob. hatte. Amer. Journ. of Ophth. S. 206.
1889. 68. Chievitz, Die Area u. Fov. centr. ret. beim menschl. Fötus. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. IV. S. 201.
69. Wollenberg, Anom. d. Auges bei Geisteskrankheiten. Charité-Annalen. 14. S. 470.
70. Michaelsen, Fall v. Mikrophth. mit pers. Pup. Membr. u. Sehnervencolob. Centralbl. S. 108.
71. Nuel u. Leplat, Col. unilat. irid. chorioid. et du n. opt. dirigé du côté temporal. Ann. d'ocul. 101. S. 151.
*72. Franke, Über angeb. Polycorie. Klin. Monatsbl. S. 298.
1890. 73. Hess, Weitere Unters. über d. angeb. Missb. d. Auges. v. Graefe's Arch. XXXVI, 1. S. 135.
74. Lindsay Johnson, Extrapapilläre Colobome. Arch. f. Augenheilk. XXI. S. 291.
75. Fage, Note sur un cas de colob. de l'iris. Gaz. hebd. d. sc. méd. d. Bord. X. S. 43.
76. Pollak, Drei Fälle von Iriscolob. Arch. f. Augenheilk. XXII. S. 286.
77. Lang, Chronic glauc. and colob. of the iris and lens outwards. Trans. of the ophthalm. soc. S. 106.
78. Plange, Beitrag zur Genese d. cong. seitl. Iriscolob. Arch. f. Augenheilk. XXI. S. 194.
79. Cissel, Eine seltene angeb. Anom. d. Linse. Klin. Monatsbl. S. 319.
80. Naumoff, Über einige path. anat. Veränd. im Augenhintergrund bei neugeb. Kindern. v. Graefe's Arch. XXXVI, 3. S. 180.
1891. 81. Schubert, Über Pigmentpünktchen auf d. vord. Linsenkapsel. Ber. über d. ophthalm. Vers. Heidelberg.
82. Manz, Über d. angeb. Colob. d. Sehnerven. Arch. f. Augenheilk. XXIII, 1.
83. Hilbert, Ein seltener Fall von Brückencolob. d. Iris. Virch. Arch. 123.
*84. Rumschewitsch, Über d. Pseudocolob. d. Iris. v. Graefe's Arch. XXVII, 4. S. 39.
85. Ricker, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. angeb. Aderhautcolob. Inaug.-Diss. Heidelberg.
86. Leber, Über die Ursachen u. Entstehung der Entzündung. Leipzig.
1892. 87. Hess, Beiträge z. Kenntnis der path. Anat. d. angeb. Missb. d. Auges. v. Graefe's Arch. XXXVIII, 3. S. 98.
88. Meyer, Ed., Linsencolobom. Ber. d. ophthalm. Ges. Heidelberg. S. 198.
89. Rindfleisch, Ein Fall v. angeb. Irideremie und Colobombildung der Iris am anderen Auge. v. Graefe's Arch. XXXVIII, 1.

1892. 90. Simonson, Cas. Beitr. z. Frage d. Zusammentreffens u. d. Zusammenhanges d. Missb. d. Auges mit anderen Missb. u. Degenerationszeichen am Körper. Inaug.-Diss. Berlin.

91. Hess, Ein Beitrag z. Kenntnis d. nicht nach unten gerichteten angeb. Iriscolob. Klin. Monatsbl. S. 106.

1893. 92. Chibret, Colob. symmétr. des deux cristallins. Rév. gén. d'Ophth. S. 481.

*93. Vossius, Z. Casuist. d. angeb. Anom. d. Auges. Deutschmann's Beitr. IX. S. 1.

94. Baas, Ein Fall von Col. Lentis cong. durch pers. Fötalgewebe. Klin. Monatsbl. S. 297.

95. Salzmann, Zur Anat. d. angeb. Sichel nach innen unten. v. Graefe's Arch. XXXIX, 4. S. 141.

96. Adams Frost, Col. of the iris and chor. on the temp. side. Trans. of the ophthalm. soc. XIII.

97. Seggel, Ein Fall v. seitl. cong. Iriscolob. Klin. Monatsbl. S. 207.

*98. Bock, Die angeb. Colob. d. Auges. Wien.

1894. 99. Pfannmüller, Zu d. Colob. d. Auges. Inaug.-Diss. Gießen.

100. Rindfleisch, Ein nach oben gericht. Aderhautcolob. Klin. Monatsbl. S. 91.

101. Christen, Drei Fälle von angeb. Linsencolobom. Arch. f. Augenheilk. XXIX. S. 233.

1896. *102. Hess, Über die Pathogenese d. Orbitalcysten. v. Graefe's Arch. XLII, 3. S. 214.

103. v. Duyse, Contrib. à l'étude des colob. de l'œil. Arch. d'Ophthalm. XVI. S. 432 u. 573.

104. Ginsberg, Über angeb. Colob. d. Augapfels. Centralbl. 225 u. 262.

105. Bronner, Col. of lens. Ophthalm. Rev. S. 370.

106. Deyl, Über den Eintritt der A. centr. ret. in den Sehnerv beim Menschen. Anat. Anz. XI. S. 687.

107. Jeannulatos, Étude de la formation de la chambre ant. etc. Arch. d'Ophthalm. XVI. S. 529.

108. Hess, Anat. Unters. über Linsencol. u. Schichtstar. v. Graefe's Arch. XLII, 3. S. 224.

1897. 109. Rogman, Nouv. contrib. à l'étude des anom. lentic. etc. Arch. d'Ophthalm. XVII. S. 427.

110. Cirincione, Über die Entwicklung der Capsula perilenticularis. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.

*111. Görlitz, Anat. Unters. eines sog. Col. N. opt. Arch. f. Augenheilk. XXXV. S. 219.

112. Zimmermann, Über angeb. Veränd. d. Cornea u. Sclera eines Hundes. Klin. Monatsbl. S. 226.

113. Deyl, Anat. path. d'un colob. macul. Ber. über d. intern. Congr. in Moskau.

114. Mannhardt, Das Colob. d. Aderhaut u. seine Folgen. v. Graefe's Arch. XLIII, 1.

115. Schapringer, Ein Fall v. Polycorie u. Iriscolobom. New York Med. W.

116. Rählmann, Über Mikrophth. Colob. Oculi u. Hemimikrosoma. Bibl. Med. C. 10.

1898. 117. Gillivray, Case of upward colob. of the iris etc. Ophth. Rev. S. 1.

118. v. Hippel, E., Über Anophthalmus congen. v. Graefe's Arch. XLVII, 1.

*119. Bach, Path.-anat. Studien über versch. Missbild. d. Auges. Ebenda. XLV, 1.

120. Kimpel, Doppelseitiges Colob. d. Mac. lutea. Arch. f. Augenheilk. XXXVII, 1. S. 45.

1898. 121. Kastalsky, Ein Fall v. doppels. Colob. d. Mac. lut. Arch. f. Augenheilk. XXXVI. S. 59.
122. v. Duyse, Colob. macul. dans un œil de cyclope. Arch. d'Ophthalm. XIX.
123. Henckel, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. menschlichen Auges. Anat. Hefte.
1899. *124. Kämpffer, Colob. lent. congen. v. Graefe's Arch. XLVIII, 3. S. 588.
125. Mannhardt, Colob. Sclero-Chorioideae. Mitt. a. d. Hamburger Staatskrankenanst.

§ 13. Irideremie.

1877. 126. Brunhuber, Einseitige totale Irid. bei Hydrophth. cong. Klin. Monatsbl. S. 104.
1883. 127. Vossius, Congenitale Anomalien der Iris. Ebenda. S. 233.
1885. 128. Czapodi, Aniridia congen. Szemeszet. (Michel's Jahresber.)
1886. 129. de Benedetti, Irid. totale congenita. Ann. di Ott. XV. S. 184 u. 399.
1888. 130. Hirschberg, Angeb. Irismangel mit späterer Linsenverschiebung. Centralbl. S. 18.
*131. Tokkus, Irid. totalis cong. Inaug.-Diss. Straßburg.
1889. 132. Franke, Fall von part. Irideremie. Klin. Monatsbl. S. 93.
1890. 133. Lembeck, Über d. path. Anat. d. Irid. totalis. Inaug.-Diss. Halle a. S.
1891. 134. Rindfleisch, Beitrag z. Entstehungsgeschichte d. angeb. Missb. d. A. v. Graefe's Arch. XXXVII, 3. S. 192.
135. Treacher Collins, Aniridia and Glaucoma. Ophthalm. Rev. X. S. 101.
1894. 136. de Beck, A family history of irideremia and colob. Irid. Trans. of the Amer. Ophth. Soc.
1895. 137. Cabannes, Buphthalmie, Aniridie. Ann. d'ocul. 115. S. 120.
1899. 138. Foster, Angeb. Irideremie. (Ref. v. Abelsdorff in Arch. f. Augenheilk. XXIX. S. 106.)

§ 14. Membr. pup. perseverans.

1880. 139. Samelson, Ungewöhnl. Fall einer Membr. pup. pers. Centralbl. Juli.
1881. 140. Cohn, Zur Anat. d. pers. Pup. Membr. Ebenda. April.
141. Michel, Über Iris und Iritis. v. Graefe's Arch. XXVII. 2.
1883. 142. Makrocki, Membr. pup. pers. corneae adhaerens. Arch. f. Augenheilk. XIV. S. 83.
143. v. Hasner, Operat. Entfernung der pers. Pup. Membr. Prager Med. W. 48.
144. Mayerhausen, Ungewöhnl. langes Persist. d. Tun. vascul. lentis bei Kaninchen. Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. II. S. 80.
1884. *145. Franke, Zur Lehre von d. Membr. pup. pers. v. Graefe's Arch. XXX, 4. S. 289.
146. Berger, Membr. p. pers. Fadenförmige Trüb. an d. hint. Linsenkapsel. Klin. Monatsbl. S. 281.
1886. 147. v. Duyse, Contrib. à l'étude des membr. pup. pers. Ann. d'ocul. 95. S. 13.
148. Wedl u. Bock, Atlas d. path. Anat. d. Auges. Wien.
149. Mayerhausen, Eine sehr seltene Form pers. Pup. Membr. Klin. Monatsbl. S. 17.
1888. *150. Wicherkiewicz, Beitrag z. Kenntn. d. pers. Pup. Membr. v. Graefe's Arch. XXXIV, 4. S. 35.
1889. 151. Rumschewitsch, Zur Anatomie d. sog. pers. Pup. Membr. Arch. f. Augenheilk. XX. S. 314.

1890. 152. Zirm, Ein Fall v. der Cornea adhär. Pup. Membr. Klin. Monatsbl. S. 288.
1893. 153. Wintersteiner, Ein Fall v. der Hornhaut adhär. Pup. Membran. Wiener klin. Wochenschr. 28.

§ 15. **Corektopie.**

1875. 154. Samelsohn, Über d. Genese der Ectop. pup. cong. Centralbl. f. d. med. Wiss. S. 343 und Berl. klin. Wochenschr. S. 628.
1878. 155. Breitbarth, Beitrag zur Kenntnis der Ectop. pup. Inaug.-Diss. Gießen.
1892. 156. Rindfleisch, Demonstration eines Falles von Iriscolobom n. oben. Bericht über d. ophthalm. Ges. in Heidelberg. S. 189.
1894. *157. Best, Corektopie. v. Graefe's Arch. XL, 4.
1897. *158. Damianos, Zwei Fälle von Ectopia pup. et lentis. Deutschmann's Beitr. XXIX. S. 48.

§ 16. **Angeborene Veränderungen des Pupillarrandes.**

1868. 159. Businelli, Ann. d'ocul. LX.
1887. 160. Troitzki, Ref. in Arch. f. Augenheilk. XVII. S. 451.
1888. *161. Bock, Pigmentklümpchen in d. vord. Kammer. Klin. Monatsbl. S. 163.
1892. 162. Weinbaum, Angeb. Veränderungen d. Pupillarrandes. Ebenda. S. 320.

§ 17. **Arteria hyaloidea persistens bezw. Canalis Cloqueti.**

1879. 163. Fournet, Refer. im Centralbl. 1881. p. 47.
1882. 164. Unterharnscheidt, Ein Fall v. Zerreißung der Art. hyal. infolge progressiver Myopie. Klin. Monatsbl. S. 449.
*165. Eversbusch, Klin.-anat. Beiträge zur Embryologie und Teratologie des Glaskörpers. Mitt. a. d. Augenklinik München.
1883. 166. Hersing, Fall v. Art. hyal. persistens. Naturf. Vers. Freiburg.
1885. 167. v. Reuss, Sieben Fälle von sog. Art. hyal. pers. Mitt. d. II. Wiener Klinik. II. S. 5.
1887. 168. Magnus, Ein Fall v. Sichtbarsein d. Can. Cloqueti. Klin. Monatsbl. S. 204.
1890. 169. Fuchs, Ein Fall von doppels. Art. hyal. pers. Inaug.-Diss. Straßburg.
1891. 170. v. Duyse, Pers. du canal de Cloquet. Arch. d'ophth. XI. S. 404.
1892. *171. Otto, Casuist. Beitr. zur Lehre v. d. Residuen embryon. Glaskörperstränge. Deutschmann's Beitr. V. S. 11.
1896. 172. Thier, Demonstration eines Falles v. Cyclitis foetalis. Bericht über d. Ophthalm. Ges. Heidelberg.
1897. 173. Terrien, Constance chez l'homme d'un vestige de l'artère hyal. dans les prem. mois de l'existence. Arch. d'ophth. XVII. S. 675.
1899. *174. Günsburg, Ein Fall von in d. Glaskörper vordringender Arterienschlinge. Klin. Monatsbl. S. 173.
175. Bondi, Dasselbe. Zwei Fälle. Ebenda. S. 339.
176. Hirsch, Dasselbe. Ein Fall. Ebenda.

§ 18. **Glaskörpergefässe und Glaskörperstränge.**

1883. 177. Hirschberg, Fall v. Persistenz der fötalen Glaskörpergefäße. Centralbl. Nov.
1893. 178. Hirschberg, Über den sog. schlauchartig eingekapselten Cysticercus. Ebenda. S. 135.

1894. 179. Wintersteiner, Beiträge zur Casuistik u. Genese d. angeb. Anomal. d. Auges. Arch. f. Augenheilk. XXVIII. S. 165.
180. Mitvalsky, Zur Kenntnis der congen. Anomalien des Augenhintergrundes. Ebenda. S. 228.

§ 19. **Missbildungen der Retina, des N. opticus und der Chorioidea.**

1883. 181. Fuchs, Angeb. Bildungsanomalie in der Chorioidea. Arch. f. Augenheilk. XII. S. 1.
182. Horrocks, Naevus d. Chorioidea. Transact. of the ophthalm. Soc. III. S. 106.
183. Purtscher, Eine eigentümliche Anomalie d. Sehnerven. Arch. f. Augenheilk. XII. S. 421.
1884. 184. Magnus, Zur Casuistik der angeb. Sehnerven-Missb. Klin. Monatsbl. S. 85.
1885. 185. Magnus, Eigent. cong. Bildung d. Mac. lut. auf beiden Augen. Ebenda. S. 43.
186. Lawford, Naevus of the Choroid. Ophthalm. Rev.
1896. 187. Dershawin, Eine seltene angeb. Anom. d. Sehnervenpapille. Westnik. Ophth. XIII. (Michel's Jahresb.
1898. 188. Petrén, Beitr. z. Kenntnis d. Nervensystems u. d. Netzhaut bei Anencephalie u. Amyelie. Virchow's Arch. 151. S. 346.
1899. 189. v. Duyse, Aplasie du nerf optique. Arch. d'Ophth. XIX.

§ 20. **Bindehaut.**

1899. 190. Schapringer, Die angeb. Schürze der Lidbindehaut. Zeitschr. f. Augenheilk. II, 1.

§ 22. **Mikrophthalmus congenitus.**

1843. *191. Himly, Krankh. u. Missb. d. menschl. Auges. Bd. I.
1857. 192. Rivaud-Landrau, Ophthalmie purul. chez le foetus. Ann. d'ocul. 37.
1859. 193. Müller, Heinrich, Anat. Unters. eines Mikrophth. Ges. Schriften, herausgegeben von Becker. I. S. 380.
1868. 194. Leber, Anat. Unters. über d. Blutgefäße d. menschl. Auges. Wiener Acad.
1878. 195. Krükow, Zwei Fälle von angeb. Hornhautstaphylom. v. Graefe's Arch. XXI, 2. S. 213.
1882. *196. Schaumberg, Casuist. Beiträge zu den Missb. d. Auges. Inaug.-Diss. Marburg.
197. Hirschberg, Klin. Beitr. z. path. Topographie d. Auges. v. Graefe's Arch. XXII. 3.
198. Durlach, Beob. über Miss- u. Hemmungsbildungen des Auges. Inaug.-Diss. Bonn.
1883. 199. Thalberg, Zur Statistik u. Ätiologie der Hemmungsbildungen des Augapfels. St. Petersb. med. Wochenschr. VIII. S. 217.
200. Magnus, Sechs Fälle von Mikroph. u. Anoph. cong. Arch. f. Augenheilk. XII. S. 297.
1884. 201. Falchi, Mikroftalmo congenito. Ann. di Ott. XIII. S. 213.
1885. 202. Arlt, Über Mikr. u. Anophth. Anz. d. k. k. Ges. d. Ärzte in Wien. Nr. 17.
203. de Vincentiis, Mikrophthalmie. Ann. di ott. XIV. S. 1.
1886. 204. Landesberg, Mikrophthalmus. Klin. Monatsbl. S. 401.
205. Schöbl, Über die Blutgefäße der Hornhaut im normalen u. path. Zustande. Centralbl. S. 321.
1888. 206. Martin, Über Mikrophthalmus. Inaug.-Diss. Erlangen.

1888. *207. Becker, Ein Fall v. Mikrophth. congen. v. Graefe's Arch. XXXIV, 3. S. 103.
1889. *208. v. Grolman, Über Mikrophthalmus u. Catar. cong. vascul. v. Graefe's Arch. XXXV, 3. S. 187.
1896. 209. Vossius, Ein Fall von Mikr. cong. Ber. üb. d. ophth. Ges. Heidelberg.
1897. 210. Lange, Zur Anat. u. Pathogenese d. Mikr. cong. unilat. v. Graefe's Arch. XLIV. S. 66.
1899. 211. Dötsch, Anat. Unters. eines Falles v. Mikr. congen. bil. Ebenda. XLVIII, 1.
212. Ginsberg, Über embryonale Keimverlager. in Retina etc. Ebenda. XLVIII. S. 92.

§ 23. **Anophthalmus.**

1871. 213. Hoederath, Über Monophth. cong. Inaug.-Diss. Bonn.
1877. 214. Meyer, Anophth. cong. unilat. Centralbl. S. 221.
1878. 215. Michel, Ein Fall von Anophth. cong. v. Graefe's Arch. XXIV, 2. S. 71.
216. Wicherkiewicz, Beitrag zur Kenntnis d. bilat. Anophth. cong. Klin. Monatsbl. S. 162.
1881. 217. Kroll, Zur Ätiologie d. angeb. Missb. d. menschl. Auges. Centralbl. S. 163.
1884. 218. Haab, Anat. Unters. eines 27 jährigen Anophth. Beitr. z. Augenheilk. (Festschr.) S. 131.
1892. 219. Hilbert, Ein Beitrag zur Genese des sog. Anophth. cong. Virchow's Arch. CXXVII. S. 378.
1895. *220. Braun, Beitrag zur Lehre von den fötalen Augenentzünd. Inaug.-Diss. Heidelberg.
1899. 221. Hoppe, Fötale eitrige Entzündung als Ursache des congen. Mikrophth. u. Anophth. Arch. f. Augenheilk. XXXIX, 3. S. 201.

§ 24. **Anophthalmus und Mikrophthalmus mit Orbitopalpebralcysten.**

1876. 222. Chlapowski, Angeb. Orbitalcyste. (Ref. v. Manz im Jahresb.)
1877. 223. Talko, Ein Fall von Mikrophth. mit angeb. Cysten unter d. unteren Augenlidern. Klin. Monatsbl. S. 137.
1880. 224. Manz, Zwei Falle von Mikr. cong. nebst Bemerk. über d. cystoide Degeneration d. fötalen Bulbus. v. Graefe's Arch. XXVI, 1. S. 154.
1882. 225. Dor, Kyste congén. de l'orbite. Rév. gén. d'ophth.
1885. 226. Kundrat, Über angeb. Cysten im unt. Augenlid. Mikrophthalmie und Anophthalmie. Wiener med. Presse.
1886. 227. Ewetzki, Beitrag z. Kenntnis d. Colobomcysten. Inaug.-Diss. Moskau.
1888. 228. Tillaux, Kyste séreux cong. de l'orbite. Réc. d'ophth. S. 1.
229. Mayer, Mikrophth. mit Cyste im unt. Augenlid. Inaug.-Diss. Würzburg.
1890. 230. Rubinski, Beitrag zur Lehre von den angeb. Cysten des unteren Augenlides mit Mikrophthalmus. Inaug.-Diss. Königsberg.
1891. 231. Czermak, Mikrophth. mit Orbitalcyste. Wiener klin. Wochenschr. Nr. 27.
232. de Lapersonne, Sur un cas de mikr. double avec kyste orbitaire. Arch. d'ophth. XI. S. 207.
1892. *233. Mitvalsky, Über die Orbital-Unterlidcysten mit Mikro- resp. Anophth. Arch. f. Augenheilk. XXV. S. 218.
1893. 234. Gallemaerts, Kyste congén. de la paupière avec Mikr. Rév. gén. S. 102.
235. Becker, Mikrophth. mit Orbitopalpebralcyste. Arch. f. Augenheilk. XXVIII. S. 81.
236. Treacher Collins, Mikrophthalmus. Ophthalm. Rev. S. 125.
1894. 237. Fromaget, Kyste sér. congén. de l'orbite. Arch. d'ophth. XIII. S. 321.
238. Purtscher, Über Mikr. mit Cyste im ob. Lid. Intern. klin. Rundschau. Nr. 13.

1894. 239. Snell, Cong. serous cysts of the eyelids. Ophth. Rev. S. 212.
1898. 240. Ginsberg, Beiträge zur Kenntnis der Mikrophth. mit Cystenbildung. v. Graefe's Arch. XLVI.
241. v. Hippel, Path.-anat. Befunde am Auge des Neugeborenen. v. Graefe's Arch. XLV.

§ 25. **Meningo-Encephalocele.**

1898. 242. Krückmann, Meningoencephalocele des Augapfels. v. Graefe's Arch. XLVII, 1.

§ 26. **Cyclopie.**

1828. 243. Schön, Handbuch der path. Anat. d. Auges.
1878. 244. Panum, Beitrag zur phys. Bedeutung der Missb. Virchow's Archiv. LXXII. S. 289.
1883. 245. Peunow, Fall von Cyclopie (nach Nagel's Jahresb.).
1889. 246. Bock, Beschreibung eines atypischen Cyclops. Klin. Monatsbl. S. 508.
1890. 247. Nieden, Über Anophthalmia cyclopica. Arch. f. Augenheilk. XXII. S. 61.
1891. 248. Dareste, Mode de formation de la cyclopie. Ann. d'ocul. CVI. S. 171.
1896. 249. v. Monakow, Zur path. Entwicklung des Centralnervensystems. Naturf. Vers. Frankfurt. II. Teil. II. Hälfte. S. 280.
249a. Gabrielides, Examen microsc. d'un œil cyclope. Arch. d'ophth. XVI. S. 627.
1897. 250. Born, Die künstl. Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Arch. f. Entwicklungsmech. III.
1898. 251. v. Duyse, Pathogénie de la cyclopie. Arch. d'ophth.

§ 27. **Angeborene Hornhauttrübungen, Leucome, Staphylome.**

1813. 252. Beer, Das Auge. Wien.
1839. 253. Sonnenmayer, Die Augenkrankheiten d. Neugeborenen. Gelnhausen.
1876. 254. Treitel, Beitrag zur pathol. Anatomie des Auges. v. Graefe's Arch. XXII, 2. S. 231.
1884. 255. Schiess-Gemuseus, Vier Fälle von angeb. Anom. d. Auges. Ebenda. XXX, 3.
1885. 256. Rückert, Ein Beitr. z. Lehre v. d. angeb. Hornhauttrübungen. Zeitschr. f. vergl. Augenh. III. S. 102.
1886. 257. Hirschberg u. Birnbacher, Beitrag zur Pathol. d. Sehorgans. Centralbl. S. 225.
1887. 258. Bernheimer, Angeb. Totalstaphylom mit Dermoidbildung. Arch. f. Augenheilk. XVIII, 2. S. 171.
*259. Pincus, Beitrag zur Lehre vom Staph. corn. congen. Inaug.-Dissert. Königsberg.
1894. *260. Santo Domingo, Über angeb. Hornhauttrübungen. Inaug.-Diss. Berlin.
1895. 261. Maager, Ein Fall v. Entwicklungsanomalie beider Augen. Wiener klin. Wochenschr. 14.
262. v. Hippel, E., Über Hydrophthalmus cong. etc. v. Graefe's Arch. XLIV, 3.
1897. 263. Steinheim, Zur Kenntnis d. angeb. Staphylome d. Hornhaut. Centralbl.
1898. 264. v. Hippel, E., Über die klinische Diagnose von Endothelveränderungen d. Cornea etc. Ber. über d. ophthalm. Ges. Heidelberg.
1899. *265. v. Hippel, E., Das Geschwür der Hornhauthinterfläche. Festschr. f. Geh. Rat v. Hippel. Marhold, Halle.

§ 28. **Megalocornea, Megalophthalmus, Hydrophthalmus.**

1880. 266. Horner, Krankheiten des Auges im Kindesalter. Gerhard's Handbuch.
1898. *267. Bondi, Zwei seltene Fälle von angeb. Megalophthalmus. Wiener med. Presse.

§ 29. Colobom der Lider.

1859. 268. v. Bruns, Handbuch d. prakt. Chirurgie. Tübingen.
1874. 269. Pollaillon, Gaz. des hôpit. 31 u. 32.
1879. 270. Ewetzki, Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Auges. Arch. f. Augenheilk. VIII. S. 305.
1881. 271. Nuel, Colob. palpébral. Arch. d'ophth. I. S. 437.
1882. 272. v. Duyse, Bride derm. oculopalpébrale. Ann. d'ocul. LXXXVIII. S. 101.
1883. 273. Lannelongue, Quelques exemples d'anom. cong. Arch. gén. de méd.
1887. 274. Morian, Über die schräge Gesichtsspalte. Arch. f. klin. Chir. XXXVII. S. 245.
1888. *275. Nicolin, Du colob. congén. de la paupière. Thèse de Lyon.
1889. 276. Panas, Anom. de dévelop. des yeux etc. Arch. d'ophth. IX. S. 385.
277. Broca, Les connexions etc. Ebenda. S. 213.
1893. 278. Hoppe, Part. Lidcolob. bei einem missbildeten Fötus. v. Graefe's Arch. XXXIX, 3. S. 307.
1897. 279. v. Duyse u. Rutten, Colob. double des paup. Arch. d'ophth. XVII. S. 4.

§ 30. Kryptophthalmus.

1881. 280. Hocquart, Etude sur un cas de crypt. bilat. Arch. d'ophth. I. S. 289.
1883. 281. Chiari, Cong. Sym- u. Ankylobleph. Prager Zeitschr. f. Heilk. IV. S. 143.
1889. 282. Fuchs, Zwei Fälle von angeb. Missb. d. Lider. Wiener klin. Wochenschr. S. 281.
1893. 283. Gillet de Grandmont, Anophthalmie ou Cryptophthalmie. Arch. d'Ophth. XIII. S. 742.
*284. Otto, Zur Kasuistik des Kryptophthalmus. Wiener klin. Wochenschr. S. 883.
1895. 285. Bach, Anat. Bef. eines angeb. Kryptophth. beim Kaninchen. Arch. f. Augenheilk. XXXII. S. 16.
286. Karmann, Ein Fall von Kryptophth. Arch. f. Kinderheilk. XVIII. S. 206.
1897. 287. Wernicke, Krypt. cicatriciosus. Centralbl.
1899. 288. v. Duyse, Contrib. à l'étude de la cryptophthalmie. Festschrift für van Bambeke. Brüssel.

§ 31, 32. Symblepharon, Ankyloblepharon, Mikroblepharie, Entropion, Ectropion, Ptosis.

1882. 289. v. Hasner, Ankylobleph. filiforme adnat. Prager Zeitschr. f. Heilk.
1885. 290. Fuchs, Angeb. abnorme Kürze der Lider. Arch. f. Augenheilk. XV. S. 2.
1892. 291. Guibert, Un cas d'entrop. cong. double, guérison. Arch. d'ophth. XII.
292. Gallenga, Contrib. allo studio di alcune deform. congen. della palpebra. Torino.
1898. *293. Wintersteiner, Ankylobleph. filif. adnat. Centralbl. S. 169.

§ 33. Distichiasis congen.

1894. 294. Stephenson, Congenital trichiasis. Ophthalm. Rev. S. 39.
1898. 295. Ischreyt, Ein mutmaßl. Fall von angeb. Trichiasis. Centralbl. S. 371.
1899. *296. Kuhnt, Über Distichiasis congen. vera. Zeitschr. f. Augenheilk. II, 1.
297. Westhoff, Distich. congen. hered. Centralbl.

§ 34. Epicanthus.

1889. 298. v. Forster, Blepharoptosis congen. mit Epicanthusbildung. Münch. med. Wochenschr. S. 386.
1898. 299. Steinheim, Epicanthus mit Ptosis und Hereditât. Centralbl. S. 249.

§ 35. Dermoide und Teratome.

1869. 300. Manfredi, Lipodermoide cong. con difetto di svil. del occhio. Riv. clin.
1871. 301. Swanzy-Leber, A case of dermoid tumour of the cornea. Dubl. quart. Journ. of med. sc.
1873. 302. Emmert, Congen. Dermoid im Centrum der Hornhaut eines Kalbes. Correspondenzbl. d. Schweizer Ärzte.
1877. 303. Schmidt-Rimpler, Zur weiteren Kenntnis einiger Missb. d. Auges. v. Graefe's Arch. XXII, 4. S. 172.
1885. *304. Gallenga, Contrib. à l'étude des tumeurs congén. de la conj. et de la cornée. Ann. d'ocul. XCIV.
1888. 305. Talko, Lipochondroadenoma bulbi. Klin. Monatsbl. S. 20.
1889. *306. Wagenmann, Über einen merkwürdigen Fall v. Dermoidgeschwulst mit rudim. Entw. d. Auges. v. Graefe's Arch. XXXV, 3.
1891. 307. Rieke, Beitrag z. Kenntnis der epibulbären Tumoren. Arch. f. Augenheilk. XXII. S. 239.
1896. 308. Sgrosso, Dermoide orbitario con avenzi di tessuti dell' occhio. Lav. della clin. ocul. di Napoli. IV. S. 323.
1897. *309. Nobbe, Über die Lipodermoide der Conjunctiva. v. Graefe's Arch. XLIV. 3. S. 334.
*310. Cohn, Über einen Fall von Teratoma corneae congenitum mit vord. u. hint. Synechien u. Katarakt. Inaug.-Diss. Heidelberg.

§ 37. Angeborene Anomalien der Thränenorgane.

1876. 311. Emmert, Ophthalm. Mitteilungen. Arch. f. Augenheilk. V, 2. S. 399.
312. Kraske, Zur Casuistik der retardierten intrauterinen Verschmelzung von Gesichtsspalten. Arch. f. klin. Chir. XX, 2. S. 396.
1878. 313. Adler, Ber. über d. Behandlung d. Augenkranken im k. k. Krankenhaus zu Wieden.
1879. 314. Bayer, Cong. Bildungsfehler d. Auges. Ärztl. Ber. d. Krankenh. Prag.
1884. 315. Selenkoff, Fall v. Arhinenceph. unilat. Virchow's Arch. XCV. S. 95.
1890. 316. Landow, Über einen seltenen Fall von Missbild. d. Nase. Deutsche Zeitschr. f. Chir. XXX, 6. S. 544.
1891. *317. Vossius, Ein Beitrag zu d. congen. Affektionen der Thränenwege. Deutschmann's Beitr. II. S. 1.
318. Peters, Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.

§ 38, 39, 40. Angeborene Farbenanomalien.

1878. *319. Manz, Über albinot. Menschenaugen. v. Graefe's Arch. XXIV, 4. S. 139.
1881. 320. Hirschberg, Ein schwarzer Sehnerv. Centralbl. S. 137.
1882. 321. Mayerhausen, Cas. Beitr. z. Kenntn. d. Albinismus. Klin. Monatsbl. S. 191.
1893. 322. Scherl, Einige Unters. üb. d. Pigment d. Auges. v. Graefe's Arch. XXXIX, 3.
1895. 323. Malgat, La chromhétéropie. Rec. d'Ophth. S. 449.
1898. 324. Leber, Ber. über d. Ophthalm. Ges. Heidelberg. S. 315.
1899. 325. Krukenberg, Beiders. angeb. Melanose d. Hornhaut. Klin. Monatsbl. S. 254.

Nachtrag.

1885. 326. Nuel, Col. temp. de la papille du nerf optique. Ann. d'ocul. XCIII. S. 174.
1887. 327. Caspar, Über d. Colob. d. Sehnerven. Inaug.-Diss. Bonn.
1882. 328. Hirschberg, Centralblatt. S. 486.
1880. 329. Magnus, Mangel d. unt. Thränenröhrchen. Ebenda.
1898. 330. Westhoff, Angeborenes Staph. corneae am linken und Atrophia bulbi am rechten Auge. Ebenda. S. 245.
331. Webster, Stuart, Ankyloblepharon filiforme adnatum. Deutschmann's Beitr. XXXIV. S. 16.
1895. 332. Cirincione, Lavori della clinica ocul. di Napoli. IV. 2. S. 105.

Kapitel X.

Organologie des Auges.

Von

A. Pütter,
Göttingen.

Mit 212 Figuren im Text und 25 auf 10 Tafeln.

Eingegangen im Juli 1908.

Einleitung.

Begriff der Organologie.

§ 1. Das Wort »Organologie« ist ungebräuchlich, es kommt in der modernen anatomischen, zoologischen und physiologischen Litteratur nicht mehr vor. Wenn LEUCKART (24) im Jahre 1876 in der ersten Auflage dieses Handbuches eine »Organologie des Auges« schreibt, so folgt er damit einem Gebrauch aus der Mitte des 19. Jahrhunderts, der zu seiner Zeit schon fast verschwunden war.

Der Begriff der »Organologie« ist ein zu umfassender, als dass der Specialismus der letzten Jahrzehnte des vergangenen Jahrhunderts ihn hätte schätzen können. Was im folgenden abgehandelt werden soll, würde nach den landläufigen Bezeichnungen teils vergleichende Anatomie, teils vergleichende Physiologie, teils »Biologie« d. h. Ökologie des Auges sein.

Alle diese Titel bezeichnen aber nicht das, was hier angestrebt werden soll: Sie alle geben einen methodischen Gesichtspunkt an, unter dem das Objekt dargestellt wird.

Die Umgrenzung der wissenschaftlichen Aufgabe ist auf die Anwendung einer bestimmten Methode basiert, und was sonst noch von dem Studienobjekt wissenswert wäre, fällt fort, da es sich mit den Mitteln dieser einen Methode nicht erforschen lässt.

Demgegenüber enthält die Bezeichnung »Organologie« eine Problemstellung, und bringt zum Ausdruck, dass hier eine wissenschaftliche Aufgabe gelöst werden soll unter Benutzung aller Methoden, die für ihre Lösung geeignet sind: anatomischer, histologischer, embryologischer Methoden ebensosehr, wie physiologischer, chemischer, ökologischer.

Die Organologie des Auges ist, wie das Wort sagt, die Lehre vom Auge, als einem Organ, das

1. Aus verschiedenen Elementen aufgebaut ist.
2. Als Ganzes eine funktionelle Einheit bildet und
3. In den Verband eines Organismus eingefügt, für diesen mannigfache Leistungen vollbringt und in vielfacher Wechselwirkung mit ihm steht.

Dass für die Zwecke einer derartigen Problemstellung eine »veraltete« Bezeichnungsweise geeignet ist, mag daran erinnern, dass die Einheit des Problems ein Prinzip ist, das sich vor der Herrschaft des Specialismus der Anerkennung erfreute, die es heute langsam wiederzugewinnen beginnt. Dass als »Organologie« früher wesentlich die Lehre von den makroskopischen Verhältnissen eines Organs bezeichnet wurde, involviert keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber der Definition, die hier gegeben wird, und die nur eine zeitgemäße Erweiterung des alten Begriffes darstellt.

Aufgabe der Organologie.

§ 2. Eine Darstellung der Leistungen und der Gestaltung der Lichtsinnorgane setzt eine Reihe allgemeiner Grundvorstellungen über die Art und Weise des Funktionierens von Sinnesorganen überhaupt und von Organen des Lichtsinnes im Speciellen voraus, die in einem allgemeinen Teil zuerst behandelt werden sollen.

Wenn des weiteren die Aufgabe gestellt ist, das Auge darzustellen als die Summe einer großen Anzahl einzelner Teile, so finden wir in diesem ersten Hauptteil eine naturgemäße Zweiteilung des Stoffes vorgezeichnet.

Wir müssen die nervösen Anteile der Sinnesorgane in erster Linie betrachten, als die nie fehlenden, weil unbedingt notwendigen Teile. Überall finden wir Sinneselemente und nervöse (oder doch reizleitende) Verbindungen.

In zweiter Linie müssen die Hilfsapparate betrachtet werden, deren Zahl und Komplikation mit zunehmender Organisationshöhe sich immer bedeutender entwickelt.

Die Lehre von den Lichtsinnorganen als Einheiten könnte man auch als die Typenlehre bezeichnen, insofern hier unter drei verschiedenen Gesichtspunkten die typische Gestaltung der einzelnen Sehorgane vorgeführt werden soll.

Das Kapitel: Lichtsinnorgane als Teile von Organismen würde bei genügendem Umfange unserer Kenntnisse wohl außerordentlich reichhaltig ausfallen, wenn man bedenkt, eine wie vielfache Verknüpfung des Auges mit allen allgemeinen Funktionen des Gesamt-Organismus uns besonders die Pathologie lehrt. Hier können aber nur einige wenige dieser Beziehungen eine vergleichende Darstellung finden.

Wenn zum Schluss einige allgemeine Fragen aufgerollt werden, zu deren Diskussion die Organologie des Auges Material liefert, so geschieht das wesentlich um zu zeigen, wie auch dieses kleine Specialgebiet des Zusammenhangs mit der allgemeinen Biologie nicht entbehren kann, und wie andererseits die großen Fragen der allgemeinen Biologie schließlich doch immer auf einzelnen gut durchgearbeiteten Specialgebieten gelöst, oder sagen wir richtiger, gefördert werden können. Eine vollständige Ausnutzung aller Anregungen, die die Organologie des Auges in dieser Richtung geben kann, liegt nicht im Plane dieser Schlussbemerkungen.

Es ist also die nebenstehende Disposition im einzelnen durchzuführen.

Organologie des Auges.

Einleitung: Aufgabe und Methode der Organologie.

A. Allgemeiner Teil.

1. Licht und Lichtwirkungen.
2. Lichtreizbarkeit und Lichtsinn.
3. Gesichtssinn und optischer Raumsinn.
4. Verbreitung und Leistung der Lichtsinnorgane.

B. Specieller Teil.

I. Die Teile der Lichtsinnorgane.

a) Die nervösen Apparate der Lichtsinnorgane.
   1. Die Lichtsinnzellen.
   2. Das Lichtsinnepithel.
   3. Die centralen Verbindungen der Lichtsinnzellen.

b) Die Hilfsapparate der Lichtsinnorgane.
   1. Lichtbrechende und bildentwerfende Apparate.
   2. Abblendungsapparate.
   3. Kontrastapparate.
   4. Akkommodationsapparate.
   5. Formgebende und stützende Gewebe.
   6. Cirkulationsapparate.
   7. Schutzapparate.

II. Die Lichtsinnorgane als Einheiten.

1. Die physiologischen Augentypen.
2. Die systematischen Augentypen.
3. Die morphologischen Augentypen.

III. Die Lichtsinnorgane im Verbande des Organismus.

1. Augengröße.

2. Das Auge in seinen Beziehungen zu anderen Organen.
3. Der optische Raum.
4. Die Sehschärfe.

Schluss: Die Bedingungen der specifischen Gestaltung der Sehorgane.

Methoden der Organologie.

§ 3. Einer vergleichenden Erforschung des Licht- und Raumsinnes der Organismen stehen die generellen Schwierigkeiten entgegen, denen wir überall begegnen, wo es sich darum handelt, etwas über das Sinnesleben anderer Wesen als des Menschen auszusagen.

Von den charakteristischen Lebensäußerungen unserer Sinnesorgane haben wir nur subjektive Kunde durch die Empfindungen, die sie uns vermitteln. Ob die Prozesse, die bei Tieren oder gar Pflanzen in Sinnesorganen ablaufen, überhaupt psychische Äquivatente haben, ist eine aus methodologischen Gründen unentscheidbare Frage.

Aber wenn wir uns auch über diesen Grundmangel in der Kenntnis des Sinneslebens der Tiere hinwegsetzen, bezw. irgend eine Annahme an Stelle einer begründeten Anschauung hier einsetzen, so bleiben die rein physiologischen Fragen, wie die materiellen Prozesse in den Lichtsinnorganen ablaufen, durch welche Licht-Intensitäten und -Qualitäten sie erregt werden, wie diese Erregungszustände zeitlich verlaufen u. s. w., noch schwierig genug.

Schon für den Nachweis, dass irgend eine Sinneszelle eine Licht-Sinneszelle ist, sind wir vielfach auf Wahrscheinlichkeitsschlüsse angewiesen, und der Anwendung des einzigen allgemeinen objektiven Kriteriums, das wir für die Betätigung von Sinneselementen und Elementen des Nervensystems haben, dem Nachweis des Aktionsstroms im ableitenden Nerven, stehen oft, ja meist, technische Schwierigkeiten entgegen, die zurzeit unüberwindlich scheinen. Immerhin gewähren in einzelnen Fällen besonders günstige Umstände die Möglichkeit, noch andere objektive Kriterien für den funktionellen Zustand eines Lichtsinnesorgans zu gewinnen und so seine Leistungen unter verschiedenen Bedingungen zu verfolgen (Lubbock, Bauer s. u.).

Setzen wir aber auch — eine nur durch wenige Erfahrungen gestützte Annahme — die Prozesse in allen Lichtsinnorganen als prinzipiell übereinstimmend an, so fordert die quantitativ so äußerst verschieden starke Entwicklung der Sinneselemente und des nervösen Anteils der Sinnesorgane nach Dimension und Zahl eine funktionelle Interpretation.

Für alle Deutungen dieser Art machen wir die Grundvoraussetzung der physiologischen Anatomie, die Voraussetzung, dass die physiologischen Prozesse in allen Elementen einander durchaus gleichwertig wären, denn nur unter dierer Voraussetzung haben die Erörterungen über die funktionelle Bedeutung der anatomisch nachweis-

baren Unterschiede Sinn. Dass die Voraussetzung falsch ist, darüber muss man sich von vornherein klar sein, und infolgedessen von dieser Art der Vergleichung nicht mehr als eine allererste Annäherung an die Wahrheit verlangen. Oft genug lässt, wie unten gezeigt werden wird, diese physiologisch-anatomische Interpretation überhaupt ganz im Stich.

Methodisch sehr viel besser wie um die Erforschung der Prozesse in den specifischen Elementen der Lichtsinnorgane, steht es um die Möglichkeit der Vergleichung der Leistungen jener Hilfsapparate, die wir nur bei den allerprimitivsten Sinnesorganen vermissen.

Hier handelt es sich um die physikalische Frage nach der Beschaffenheit der »Bilder«, nach seiner Größe, Helligkeit, seinen optischen Fehlern u. s. w., also um lauter Größen, die — wenigstens prinzipiell — quantitativ bestimmbar sind, und von denen wir auch wirklich schon eine Menge wissen. Freilich sind auch hier unsere Anschauungen selbst da, wo es technisch möglich wäre, nicht immer auf experimentell gewonnenes Material basiert, sondern auf Berechnungen und Konstruktionen, die den speciellen physikalischen Bedingungen der Einzelfälle nicht genügend Rechnung tragen. Diese Unvollständigkeit unseres Wissens, die schon mit den heutigen Mitteln der Wissenschaft zu verbessern ist, wird voraussichtlich bald mehr und mehr schwinden, und damit wird manche Zahl, die im folgenden mitgeteilt wird, eine Korrektur erfahren.

Litteratur der Organologie.

§ 4. Die Litteratur über die Sehorgane der Tiere, besonders ihren Bau, ist gewaltig umfangreich, und eine erschöpfende Darstellung würde tausende von Arbeiten aufzuzählen haben. Der Zweck dieser »Organologie« ist aber nicht die Übersicht über die Litteratur mit ihren zahllosen Einzelbeobachtungen, über die ja in »Jahresberichten« und »Ergebnissen« genügendes zu finden ist.

Es ist prinzipiell die Litteratur mit möglichster Auswahl mitgeteilt, da Litteraturverzeichnisse von einigen tausend Nummern zwar sehr dekorativ wirken, für den vorliegenden Zweck aber durchaus vom Übel sind. Als Aufgabe der Darstellung wurde in erster Linie angesehen: Herausarbeiten der Probleme, Zusammenfassen unter allgemeinen Gesichtspunkten, Formulierung neuer Fragen und Ausblicke.

Eine Bearbeitung des großen Materials der Organologie des Auges in dem vergleichsweise engen Rahmen der folgenden Bogen muss notwendigerweise eine scharfe Auswahl unter den Thatsachen treffen, Vollständigkeit wäre unmöglich.

Dass eine solche Auswahl das berücksichtigt, was dem Autor besonders wichtig erscheint, ist selbstverständlich, ebenso selbstverständlich ist, dass andere Autoren vieles vermissen werden, und vielleicht manches zu breit finden.

Verteilung des Stoffes.

Aus der physiologischen Fragestellung, die prinzipiell bei der Einteilung des Stoffes maßgebend war, ergeben sich mancherlei Schwierigkeiten.

Dass manches, was man bisher zusammen abgehandelt zu sehen gewohnt ist, hier auseinandergerissen wurde, liegt im Wesen jeder Neueinteilung, die von anderen Prinzipien ausgeht, wie die herkömmliche. Bedenklicher ist es, dass unter funktionellen Gesichtspunkten eine Reihe Dinge ganz wegfallen, die sonst bei der Lehre vom Auge dargestellt werden.

Hier sind Kompromisse geschlossen worden, indem hie und da solche Dinge anhangsweise behandelt worden sind.

A. Allgemeiner Teil.

1. Licht und Lichtwirkungen.

Der Begriff des Lichtes.

§ 5. Das Wort »Licht« wird in mehreren Bedeutungen verwendet, von denen für den Zweck der folgenden Darstellung nur eine brauchbar ist.

»Licht« ist, psychologisch betrachtet, die angenommene Ursache der Hellempfindung eines Menschen.

Gleichviel ob der Augapfel oder der Nervus opticus gezerrt, gedrückt oder elektrisch gereizt wird, ob eine Geschwulst die centralen Bahnen oder Kerne des Gesichtssinnes reizt oder ob wirklich strahlende Energie ins Auge gelangt: Stets sprechen wir von »Licht«, das wir empfinden.

Physiologisch stellt sich die Umgrenzung des Begriffes etwas anders. Wir nennen hier »Licht« den adäquaten Reiz für die Netzhaut des menschlichen Auges, jene Ätherschwingungen zwischen dem äußersten Rot (760 $\mu\mu$) und dem äußersten Violett (390 $\mu\mu$ Wellenlänge), die wir als hell, als »Licht« wahrnehmen.

Auch in dieser Form definiert ist »Licht« ein Begriff, der nur für Menschen Sinn hat.

Endlich gelangt die Naturwissenschaft zu der physikalischen Definition des Begriffes Licht, der kein menschliches Moment mehr enthalten soll, und der »Licht« als strahlende Energie erklärt, die in Form transversaler Wellen bestimmter Länge den Raum mit bestimmter Geschwindigkeit durchsetzt.

Nur diese letztere Form der Umgrenzung des Begriffes »Licht« ist für eine vergleichend-physiologische Betrachtung brauchbar, denn auch strahlende Energie von größerer oder geringerer Wellenlänge als das äußerste Rot und Violett, das wir zu erkennen vermögen, kann auf Sehorgane anderer Organismen physiologische Wirkungen ausüben, und ist dann für diese Organismen »Licht«, obgleich sie nicht unter die menschlich-physiologische Definition fallen würde.

Photochemische Lichtwirkungen.

§ 6. Wenn Lichtwellen ein materielles System durchsetzen, so können sie zwei wesentlich verschiedene Wirkungen hervorrufen: sie können die Temperatur des Systems erhöhen, indem sie ihre Energie teilweise in Wärme umsetzen, d. h. sie können physikalisch absorbiert werden, oder sie können chemische Veränderungen des Systems bewirken, natürlich auch unter Verlust eines Teiles ihrer Energie, d. h. sie können eine photochemische Absorption erleiden (Nernst 146).

Die physikalische Absorption, die Lichtabsorption, ist eine ganz allgemeine Erscheinung, denn jeder Stoff besitzt die Fähigkeit, die Energie der Ätherschwingungen des Lichtes in Wärme umzusetzen, die chemische Absorption dagegen, die sich in den sog. aktinischen Wirkungen zeigt, kommt nur verhältnismäßig selten zur Beobachtung.

Während bei der gewöhnlichen Absorption stets nur Wärme entwickelt wird, zeigt die Art der Lichtwirkungen beim photochemischen Prozess die allergrößte Mannigfaltigkeit: Synthesen, Polymerisationen, Spaltungen u. s. w. können vom Licht induziert werden (Roloff 123, 148, Bodenstein 134, Biltz 152, Markwald 157, Eder 97).

Es sind nicht etwa verschiedene Gruppen von Strahlen, die die Wärmewirkung bei der Lichtabsorption und die vielerlei chemischen Wirkungen bei der photochemischen Absorption ausüben. Wohl kennen wir photochemische Reaktionen, die nur im ultraroten oder nur im sichtbaren oder nur im ultravioletten Teil des Spektrums vor sich gehen, aber es ist ein allgemeiner empirischer Grundsatz in der Photochemie, dass Licht von jeder beliebigen Wellenlänge photochemischer Wirkungen fähig ist (Nernst 146, Eder 97).

Die chemische Wirkung ist eng mit der optischen Absorption verknüpft, aber natürlich bedingt optische Absorption noch keineswegs chemische Wirkung. Die Beziehung zwischen Absorption und chemischer Wirkung ist aus der Photographie bekannt, wo bei der Verwendung der Sensibilisatoren die Wirkung bestimmter Strahlen auf eine Platte dadurch erhöht wird, dass ihr Stoffe zugesetzt werden, die diese Strahlen absorbieren.

Physiologisch ist ganz dasselbe möglich. Das Ciliate Infusor Paramaecium ist gegen Licht mittlerer Intensität aus dem sichtbaren Teil des Spektrum sehr unempfindlich. Es ist nun, wie Tappeiner und Raab gezeigt haben, möglich, die Empfindlichkeit ganz gewaltig zu steigern, wenn man den Tieren Eosinlösung zufügt, und Hertel (201, 209) konnte zeigen, dass diese Steigerung der Erregbarkeit sich nur auf den Bezirk des Spektrum bezieht, der vom Eosin absorbiert wird, auf Wellenlängen von 535—470 $\mu\mu$, während z. B. Licht von 448 $\mu\mu$ ebenso unwirksam bleibt wie vorher. Bei einer Lichtintensität, bei der an den nicht sensibilisierten Tieren noch nach 30 Minuten gar keine Wirkung zu erkennen war, starben die sensibilisierten bei Licht von 518 $\mu\mu$ Wellenlänge nach einer Minute ab, bei Licht von 448 $\mu\mu$ verhielten sie sich indifferent, wie die nicht sensibilisierten. Die energetischen Verhältnisse der photochemischen Vorgänge müssen noch etwas näher erörtert werden, weil sich in der Lehre vom Sehen, von der Umsetzung des Lichtreizes in Erregung lebendiger Substanz, vielfach die Neigung geltend gemacht hat, die Lichtwirkung als Wärmewirkung aufzufassen.

Wenn auch die primitive Anschauung vom »Wärmeauge«, das durch einen einfachen Pigmentfleck repräsentiert werden sollte, heute keine Bedeutung mehr hat, so ist noch in neuester Zeit (Halben 199) der Versuch gemacht worden, alle Energieumsetzung in Lichtsinnzellen als Umwandlung von Lichtenergie in Wärme aufzufassen, wobei dann die specifische photochemische Wirkung erst sekundär durch Umsetzung der Wärme in chemische Energie zu denken sein sollte. Dem gegenüber muss auf die prinzipiellen Verschiedenheiten im Ablauf thermischer und photochemischer Wirkungen hingewiesen werden, Verschiedenheiten, die sich auf die Geschwindigkeit der Wirkung, auf Nachwirkungen (Kistiakowsky 166), auf chemische Besonderheiten im Reaktionsverlauf (Bodenstein 134) und dergl. mehr beziehen. So zerfällt z. B. Jodwasserstoff HJ unter Lichtwirkung nach der Formel $HJ = H + J$, durch Wärmewirkung dagegen nach der Formel $2\,HJ = 2\,H + 2\,J$ (Bodenstein).

Alle Theorien, die eine primäre Umsetzung des Lichtreizes in Wärme annehmen, finden übrigens eine einfache Erledigung durch die Beobachtung, dass das sog. »kalte Licht« die Phänomene der Luminescenz unserem Auge und offenbar auch anderen Sehorganen ebenso gut sichtbar wird wie die Wirkung des Lichtes, das durch Wärmebewegung der Moleküle zu stande kommt. Bei der Luminescenz strahlen die leuchtenden Objekte keine messbaren Wärmemengen aus.

Physiologische Lichtwirkungen.

§ 7. Da im Auge, in jedem Sehorgan, unter der Einwirkung des Lichtes chemische Veränderungen vor sich gehen, so lag es nahe, diese

den bekannten photochemischen Vorgängen an die Seite zu stellen, ja das Auge, das uns Nachricht von der photochemischen Energie des Lichtes giebt, als ein Aktinometer aufzufassen, d. h. als einen Apparat, in dem eine lichtempfindliche Substanz unter dem Einfluss der Ätherschwingungen zersetzt wird.

Eine solche Auffassung, als allgemeines Schema ja sicher richtig, ist aber in keiner Weise im stande, unser Verständnis für die Vorgänge im Sehorgan irgendwie zu fördern.

Wir kennen ja so vielerlei Typen photochemischer Vorgänge in der unbelebten Natur, dass es gar nicht zu sagen wäre, nach welchem Typus die photochemischen Wirkungen im Auge vor sich gehen, ob als Spaltungen, wie in dem angezogenen Beispiel des HJ, oder nach Art der Farbstoffbildung aus Leukobasen (Gross 178), oder etwa wie die sog. Phototropien (Marckwald 157, Biltz 152), bei denen durch Belichtung Farbenänderungen verursacht werden, die dann im Dunkeln wieder verschwinden, oder ob man an Analogien mit dem Selen denken soll, das seine elektrische Leitfähigkeit im Lichte ändert.

Nirgends ist auch in den Erfahrungen über die Physiologie des Sehens irgend etwas zu finden, was dafür spräche, dass beim Sehakt das Grundgesetz der photochemischen Wirkung (Bunsen und Roscoe 10) zur Geltung käme, nach welchem die Größe der photochemischen Wirkung innerhalb weiter Grenzen gleich dem Produkt aus Lichtintensität und Insolationsdauer ist.

Versuche, den physiologischen Vorgang, der sich beim Sehen in den Lichtsinnzellen abspielt, mit irgend einem physikaliscb-chemischen Geschehen direkt zu analogisieren, sind aus methodischen Gründen als verfehlt abzulehnen.

Dass die Wirkung des Lichtes auf die Sehzellen eine photochemische ist, ist ja nach der Definition dieser Art der Wirkung selbstverständlich, aber über das Wie? dieses Vorganges geben uns die physikalisch-chemischen Erfahrungen keinerlei Aufschluss.

Die Verteilung der Lichtintensität im Spektrum, wie sie uns unser Auge zeigt, ist sehr verschieden von jener, die die photographische Platte angiebt. So erscheint uns »Gelb« etwa 100 mal heller als Blau, trotzdem seine photographische Wirkung (bei Bromsilberplatten) im günstigsten Falle gleichgroß, oft aber auch nur $^1/_{20}$—$^1/_{50}$ der Wirkung des Blau ist. Das Maximum der chemischen Wirksamkeit im Spektrum liegt übrigens nicht für alle lichtempfindlichen Substanzen an derselben Stelle, und andere Organismen werden vielleicht noch viel stärker von einander abweichende Helligkeitsmaxima haben, als die uns bekannten photosensibeln Stoffe.

Zwischen die photochemische Umsetzung in den Lichtsinnzellen und den Prozess in den kortikalen Ganglienzellen, als dessen Parallelerscheinung

wir die psychologische Erfahrung des Lichtes ansehen, schieben sich so komplexe Vorgänge, dass eine Bearbeitung mit den, kaum den einfachsten wirklichen Fällen gewachsenen Methoden der physikalischen Chemie zurzeit als völlig aussichtslos erscheint. Hier kann nur das analytische Vorgehen der physiologischen Forschung allmählich Klarheit schaffen.

Das Licht in der Natur.

§ 8. Das »Licht« in physikalischem Sinne ist der funktionelle Reiz für alle Lichtsinnorgane, nur wo Licht vorhanden ist, können diese Organe ihre Leistungen entfalten. Es ist also biologisch wichtig, sich über die Verteilung des Lichtes an den auf der Erde gegebenen Lebensbezirken klar zu werden.

Die große Masse des Lichtes, die im Dienste der Organismen Verwendung findet, ist kosmischen Ursprungs, ist das Licht der Sonne, des Mondes und der Sterne.

In der Intensität und Qualität, in der dies Licht in den verschiedenen Lebensbezirken oder in denselben zu verschiedenen Zeiten vorhanden ist, bestehen ganz außerordentliche Schwankungen.

Betrachten wir zunächst nur die Beleuchtung der Erdoberfläche, der Luft. Welche gewaltigen Unterschiede in der Lichtintensität herrschen da zwischen dem blendenden Lichte der Wüste, der arktischen Schneefelder, eines Hochgebirgsgletschers, einer Steppe der Tropen, und zwischen dem dämmerigen Schatten unserer Tannenwälder oder eines tropischen Urwaldes, und dem matten, unsicheren Lichte einer Mondnacht.

Und nicht geringer sind die Schwankungen der Lichtintensität an demselben Orte der Erdoberfläche: zwischen dem Dunkel der Nacht und dem hellen Tage liegen die längeren (gemäßigte Zone) oder kürzeren (Tropen) Übergänge der Morgen- und Abenddämmerung mit raschem Anstieg bezw. Abfall in der Lichtinsensität. Zwischen den einzelnen Jahreszeiten bedeutende Verschiedenheiten je nach dem Sonnenstande.

Bezeichnet man die Lichtmenge, die ein Punkt des Äquators zur Zeit des Frühlingsäquinoctiums bei mittlerer Entfernung der Erde von der Sonne im Laufe eines Tages bekommen würde, wenn keine lichtabsorbierende Atmosphäre vorhanden wäre, mit 1000, so erhält er in der That im Maximum 451, im Minimum 373, ein Punkt unter dem 50° n. Br. erhält im Juni 469 (Maximum), im Dezember nur 14 (Minimum) Licht am Tage, also Unterschiede von 1 : 33,5.

Das Licht des Vollmondes ist nur 1 : 569500 des Sonnenlichtes (Zöllner 13, Müller 138), und trotzdem können wir, wenn auch im einzelnen ungenau, noch eine ganze Landschaft in seinem Lichte übersehen.

Viel schwächer ist das Sternenlicht, das aber in mondloser Nacht bei

klarem Himmel immerhin selbst für menschliche Augen ausreicht, um einige grobe Umrisse der umgebenden Gegenstände zu erkennen. Das Licht der Capella (α Aurigae) ist auf 1 : 65 260 des Vollmondlichtes bestimmt (MÜLLER), so dass es nur 1 : 55760 Millionen des Sonnenlichtes sein würde. Die relative Helligkeit des Himmels ist nach SEELIGER etwa gleich 1 : 10 Millionen der Flächenhelligkeit des Vollmondes, woraus sich ergiebt, dass der ganze Nachthimmel etwa $^1/_{100}$ von der Lichtmenge des Vollmondes entsendet.

Wenn bei allen diesen Lichtintensitäten gesehen wird, so müssen wohl besondere Einrichtungen vorhanden sein, die dem Auge eine so weitgehende Adaptation an die umgebende Beleuchtung möglich machen.

Noch größer sind die Intensitätenunterschiede, die im Wasser herrschen. In glänzendem Lichte strahlt die Oberfläche des Meeres, während kein Sonnenstrahl seine Tiefe zu erreichen vermag.

Wäre der Extinktionskoeffizient der natürlichen Gewässer nur gleich dem des destillierten Wassers, so würde, bei Zenithstand der Sonne, doch schon ihr Licht in 483 m Tiefe bis zu der des Vollmondes geschwächt sein, und in 896 m Tiefe würde es nur noch die Lichtstärke des erwähnten Sternes Capella haben (HÜFNER 91).

Aber diese Zahlen sind zu hoch, das Wasser der Meere selbst, reiner im allgemeinen als das der Binnengewässer, enthält so vielerlei Beimengungen, dass es viel stärker als destilliertes Wasser das Licht auslöscht. Und gar erst in einem an Sinkstoffen reichen Flusse haben diese Werte keine Bedeutung.

Für das Meer hat man einerseits durch Versenken photographischer Platten die untere Grenze des Eindringens von Sonnenlicht zu bestimmen gesucht, andererseits aus dem Vorkommen assimilierender Organismen, resp. ihrem Fehlen auf die Ausdehnung der Lichtzone des Meeres geschlossen.

Photographische Platten wurden bei Versuchen im Mittelmeer noch in 500—550 m Tiefe affiziert (CHUN 73). Für die assimilierenden Algen gilt etwa 400 m als die untere Grenze, bis zu der sie gefunden werden. Die täglichen Schwankungen der Lichtintensität machten sich bei Algen noch in ca. 80 m Tiefe bemerkbar (BERTHOLD 53).

Die gesamten ungeheueren Wassermassen, die unterhalb der Grenze von 400—500 m liegen, erhalten keinerlei kosmisches Licht. In den Polarmeeren mit ihrem außerordentlich reichen Tierleben wird die Zone, bis zu der Sonnenlicht dringt, ganz außerordentlich viel weniger tief liegen, ja man darf diese ganzen Bezirke, die unter beständiger Eisbedeckung stehen, als fast völlig dunkel betrachten. Sie teilen diese Eigenschaft mit einer ganzen Reihe von Lebensbezirken, an denen auch bei völliger Abwesenheit des Lichtes Leben gedeiht.

In Brunnen, in unterirdischen Wasserläufen, wie sie besonders in Kalkgebirgen sehr häufig sind, in Höhlen, gleichfalls besonders im Kalk zu finden, wie die Mammuthhöhle, die Adelsberger Grotten u. s. w., überall herrscht völlige Dunkelheit, d. h. mindestens Abwesenheit alles kosmischen Lichtes. Auch das ganze Heer der Tiere, die in der Erde leben, entbehren des Lichtes: der Maulwurf in seinen Gängen ebenso wie die Maulwurfsgrille, wie überhaupt die vielen Insekten und Insektenlarven, die Würmer u. s. w., die hier leben. Das Innere der Pflanzen bietet ebenfalls vielen Tieren eine willkommene, wenn auch dunkle Wohnstätte, die sie von der Borke bis ins Holz hinein besiedeln, und auch die Schar der Parasiten, die im Innern von Tieren leben, sind vom Lichtgenuss ausgeschlossen.

Außer den Intensitätsänderungen erfährt aber das Licht auch solche seiner Qualität.

Schon beim Durchgang durch die Atmosphäre tritt eine solche Veränderung der Qualität ein, denn die Schwächung der einzelnen Strahlengattungen ist verschieden stark. Es durchsetzen von den einzelnen Strahlen in Prozenten ausgedrückt folgende Mengen die Atmosphäre:

Ultraviolett,	Violett,	Blau,	Grünlichblau,	Gelb,	Rot,	Infrarot
39 %	42 %	48 %	54 %	63 %	70 %	76 %

(Eder 97 nach Langley).

Viel stärker wird die Qualität, die Farbe des Lichtes beim Durchgang durch Wasser beeinflusst.

In 5 m Tiefe enthält das Licht auf 332 weiße 259 farbige Strahlen, die entstehende Mischfarbe ist ein gesättigtes Blaugrün. In 10 m Tiefe kommt auf 188 Einheiten weißes Licht 286 farbiges. Die Mischfarbe ist ein dem Cyanblau nahekommendes »Wasserblau«. In 100 m Tiefe ist das Weiße so gut wie völlig erloschen, es herrscht ein zwar wenig intensives, aber ziemlich gesättigtes Blau (Hüfner 91). Endlich in abyssischen Tiefen müsste bei völlig ungehindertem Eindringen des Lichtes ein ungemein lichtschwaches Indigoblau herrschen, das aber infolge der starken Lichtschwächung, die in den natürlichen Gewässern durch Organismen und Sinkstoffe bedingt wird, überhaupt nicht mehr entstehen kann.

Die Thatsache der farbigen Beleuchtung des Wassers schon von geringen Tiefen an, muss man sich gegenwärtig halten, wenn es sich um die Frage der Farben in diesen Zonen handelt: die komplementären Farben erscheinen in monochromatischem Lichte farblos, auch die übrigen Farben sind natürlich ganz andere als im gewöhnlichen Sonnenlicht.

Bevor aber das Licht den Ort seiner Umsetzung in Erregung lebendiger Substanz erreicht, muss es fast bei allen Sehorganen noch eine Reihe von Zellen und Geweben durchsetzen, in denen es nicht nur gebrochen, sondern auch in seiner Qualität verändert wird.

So haben die neueren Forschungen gezeigt, dass die Linse unseres Auges ein Filter für ultraviolette Strahlen darstellt (Birch-Hirschfeld), so dass ein aphakisches Auge das Spektrum im Ultraviolett weiter ausgedehnt sieht, als ein normales Auge. Ist diese Veränderung des Lichtes durch die relativ sehr klaren Medien unseres Auges unbedeutend, so erfährt es bei anderen Tieren erheblichere Veränderungen, die kaum ohne biologische Bedeutung sein können. So sind die Linsen und Hornhäute zahlreicher Fische gelb gefärbt, so dass also das Licht, das die Retina trifft, weniger violette und mehr gelbe Strahlen enthalten muss, als das von außen kommende.

Am erheblichsten ist wohl die qualitative Veränderung des Lichtes bei den Tieren, die in den Innengliedern ihrer Sehelemente gefärbte Öltropfen haben, so dass hier das Licht, bevor es in den Außengliedern die Umsetzung in Erregung lebendiger Substanz erfährt, Filter für verschiedene Farben passieren muss. Solche Lichtfilter kommen in geringem Umfange bei Amphibien vor, finden aber bei den Sauropsiden ihre stärkste Entwicklung, hier kommen rote, orange, gelbe, grüne, blaue Öltropfen in den verschiedensten Abstufungen der Färbung vor, so dass eine solche Retina wie eine Lumièreplatte aussieht.

So sehr auch der Menge nach in der Natur das kosmische Licht überwiegt, so hat doch auch das unvergleichlich viel schwächere irdische Licht seine große ökologische Bedeutung.

Irdisches Licht tritt ja in verschiedener Form auf: St. Elmsfeuer, Polarlicht, Irrlichter, die haben keinen ökologischen Wert. Von großer Bedeutung dagegen ist das von den Organismen selbst produzierte Licht.

Bei Pflanzen ist Lichtproduktion eine Eigenschaft, die nur in den Klassen der Pilze und Bakterien vorkommt, hier allerdings auch bei einigen Formen (Agaricus melleus Vahl, unter den Hyphomyceten, Bacterium phosphoreum, Bacillus photogenus und viele Vibrionen, Molisch 203, Prausnitz 194) eine Intensität gewinnt, die von anderen Organismen wohl nur ausnahmsweise erreicht wird.

Die gemeinsame Wurzel der Leuchtfähigkeit von Pflanzen und Tieren können wir in der Lichtproduktion einiger Protisten erkennen, vor allem Noctiluca miliaris, aber auch einiger Peridineen und Radiolarien (Ehrenberg 3, Molisch 203).

Im Tierreich giebt es, abgesehen von den höchsten, den homöothermen Klassen der Wirbeltiere (Säugetiere und Vögel), wohl keine größere systematische Gruppe, die nicht mindestens eine oder einige Formen mit Luminescenz aufzuweisen hätte. Da haben wir leuchtende Schwämme, leuchtende Hydromedusen, leuchtende Alcyonarien. Im Stamme der Würmer bieten neben manchen anderen, die Polychäten in Chaetopterus pergamentaceus und Nereïs cirrigera, die Oligochaeten in Enchytraeus

albidus typische Leuchttiere. Leuchtende Echinodermen giebt es in bedeutender Zahl, Seeigel (Diadema setosum), Schlangensterne (Amphiura, Ophiacantha). Unter den Seesternen fand man in den Tiefen des Hardangerfjords eine herrlich leuchtende Form, die nach dem strahlenden Kleinod der Freya als »Brisinga« bezeichnet wird (Ludwig und Hamann 156).

Die Luminescenz der Mollusken ist lange bekannt durch eines der typischsten Objecte, die wir überhaupt kennen, die Bohrmuschel Pholas, trotzdem war es keine geringe Überraschung, als die neueren Funde zahlreicher Tiefsee-Cephalopoden eine ganz erstaunliche Verbreitung der Leuchtorgane bei diesen Tieren zeigten, bei denen die Zahl der Leuchtorgane an einem einzelnen Individuum sich häufig nach Hunderten berechnet (Chun).

Im Stamme der Arthropoden giebt es zahlreiche Leuchttiere: unter den Crustaceen leuchten mehrere marine Copepoden und viele Euphausiden, unter den Myriapoden z. B. Geophilus electricus, der leuchtende Tausendfuß, unter den Insekten haben wir die bekanntesten Leuchttiere, das Johanniswürmchen, Lampyris splendidula, seine nahen Verwandten aus der Gattung Luciola, die die italienischen Frühsommernächte mit ihrem Glanze schmücken, und den westindischen Laternenträger, der seit den Zeiten Merian's und seiner naturforschenden Tochter vielfach Gegenstand begeisterter Schilderungen gewesen ist, sowie die mexikanischen Cucujos, Pyrophorus. In der primitiven Gruppe der Collembolen entdeckte Molisch (203) in der Neamura muscorum Templeton ein leuchtendes Insekt, durch das ein gelegentlich vorkommendes »Blitzen« des Holzes bewirkt wird.

Unter den Tunicaten haben wir leuchtende Ascidien, vor allem aber die Feuerwalzen, die Pyrosomen, bei denen die Luminescenz einen ganz extremen Grad erreicht hat.

Von den Wirbeltieren beteiligen sich die Selachier und namentlich die Teleostier sehr reichlich an der Produktion des Organismenlichtes, während in den höheren Klassen diese Fähigkeit so gut wie ganz geschwunden zu sein scheint und z. B. in dem gelegentlich beobachteten Leuchten der Eidechseneier nur eine schwache Erinnerung an den Glanz der Leuchtorgane der Tiefseefische sich erhält.

Eine vollständige Aufzählung aller einzelnen Species, bei denen Luminescenz beobachtet worden ist, ist nicht beabsichtigt, für Pflanzen findet sich eine derartige kritische Zusammenstellung bei Molisch (203), für Tiere bei Dittrich.

Um die ökologische Bedeutung dieser Lichtproduktion abzuschätzen, muss man sich über die Intensität des Organismenlichtes klar zu werden suchen. Es liegt nur eine exakte Bestimmung vor, die mit Hilfe des Bunsenschen Fettfleckphotometers ausgeführt wurde, bei dem die Vergleichsflamme in zweckentsprechender Weise schwach gewählt war. Lode fand in

dieser Weise sehr geringe Werte. Als Objekt dienten sechs Stämme leuchtender Vibrionen, auf Nähragar gezogen, deren Leuchtvermögen allerdings weit hinter dem des Bacterium phosphoreum und anderen stark leuchtenden Formen zurückbleibt. Die Lichtintensität betrug im günstigsten Falle, bei Vibrio Rumpel, auf 1 qmm Kolonie bezogen, nur 0,000 000 000 785 Hefnerkerzen, so dass eine leuchtende Fläche von ca. 2000 qm nötig sein würde, um die Leuchtkraft einer Normalparaffinkerze mit diesem Vibrio zu erzielen. Sehr viel bedeutender schätzte Dubois das Licht des Brustorgans von Pyrophorus, nämlich auf $^1/_{150}$ Normalkerze, doch kann dieser Wert natürlich keine Genauigkeit beanspruchen. Als biologische Art der Intensitätsschätzung sei erwähnt, dass ein hellleuchtendes Weibchen von Lampyris, das mit erhobenem Hinterleib auf einem Grashalm saß, auf eine Entfernung von 150—200 m erkannt werden konnte.

Es ist wohl sicher, dass gerade in den beiden Stämmen, in denen die Luminescenz im Pflanzenreich ihre höchste Entwicklung gefunden hat, bei Bakterien und Pilzen, dem Licht keinerlei ökologische Bedeutung zukommt. Die Erreger des Holzleuchtens, die Mycelien vieler Hymenomyceten, die großenteils unter Baumrinden verborgen wachsen und ihr Licht leuchten lassen, dürften davon wohl schwerlich irgend einen Vorteil haben, ebensowenig die Leuchtbakterien, die auf und zum Teil in abgestorbenen Seetieren u. s. w. leben.

Ganz dasselbe gilt auch wohl für die leuchtenden Protozoen: Noctiluca, Peridinium, Pyrocystis, Radiolarien. Es ist schlechterdings nicht einzusehen, was für einen Nutzen diese Tiere von ihrem Leuchten gegenüber nicht leuchtenden Formen hätten.

Bei allen diesen Formen ist bezeichnend, dass das Leuchten ganz diffus auftritt, dass es nicht durch geringe Änderungen in den Außenbedingungen in seiner Intensität beeinflusst und gegebenenfalls unterdrückt werden kann, dass auch keine Einrichtungen getroffen sind, es in irgend einer bestimmten Richtung zu verwerten.

Nicht sehr viel anders ist es bei manchen Formen mit einfachen Leuchtdrüsen, auch hier weiß man häufig mit dem leuchtenden Schleim ökologisch eigentlich nichts anzufangen.

Ganz anders dagegen bei den Species mit speciell ausgebildeten Leuchtorganen, bei denen das eine jedenfalls kaum zweifelhaft erscheint, dass sie eine eigene Funktion haben, dass ihre Thätigkeit zu leuchten nicht etwa eine zufällige Stoffwechseleigentümlichkeit ist, wie bei der erstgenannten Gruppe.

Die Bedeutung der Leuchteinrichtung kann in verschiedener Richtung gesucht werden. So liegt es z. B. bei den Weibchen von Lampyris nahe, bei dem Leuchten der am Boden sitzenden Tiere an ein Mittel zu denken, das es den fliegenden Männchen möglich macht, die Weibchen im Dunkeln zu finden.

Bei Tagtieren würde eine derartige Funktion wohl durch eine auffällige Farbe erreicht werden können. Das Licht hätte dann im Dunkeln dieselbe Bedeutung, wie die Farbe im Hellen. Diese Auffassung erscheint noch plausibler, wenn wir die Ausbildung der Leuchtorgane bei Tiefseefischen und Tiefsee-Cephalopoden betrachten: große Mengen, hunderte, ja tausende von Leuchtorganen bedecken hier häufig die Oberfläche der Tiere und müssen, zumal sie oft in verschiedenen Farben leuchten, eine Zeichnung abgeben, die an Erkennbarkeit und Schönheit nicht hinter den farbigen Zeichnungen der Helltiere zurückstehen dürfte.

Natürlich kann eine solche Leuchtfärbung auch andere Funktionen haben, als nur die des Erkennens und Findens der Tiere, besonders der Geschlechter. Wir können dieselben Funktionen, die wir überhaupt für Färbungen kennen oder vermuten, auch für die Entwicklung der Leuchtfarben als maßgebend betrachten. Wir werden also entsprechend den Schreckfarben »Schrecklicht« annehmen können, entsprechend den Lockfarben »Locklicht«.

Die nächstliegende Vermutung, wenn wir ein Tier leuchten sehen, ist wohl eigentlich die: das Tier beleuchtet sich seinen Weg, produziert selbst das Licht, in dem es z. B. seine Beute sehen, seinen Weg finden kann.

In einer Reihe von Fällen scheint diese Vermutung in der That das Richtige zu treffen. Dubois (citiert nach Dittrich) hat an einem brasilianischen Leuchtkäfer einen lehrreichen Versuch ausgeführt:

Er verklebte das eine der paarigen Brustleuchtorgane des Tieres mit Wachs und sah den Käfer darauf in Schraubenlinien nach der anderen Seite marschieren. Wurden beide Leuchtorgane verklebt, so wurde das Tier höchst unsicher in seinen Bewegungen und blieb sehr bald ganz stehen. Die Bedeutung des selbst produzierten Lichtes zur Beleuchtung der Umgebung dürfte in allen den Fällen als sicher anzusehen sein, wo die Tiere auf weit vorgeschobenen Trägern, wie Laternen, ihre Leuchten sitzen haben, wie das z. B. bei einer Anzahl Tiefsee-Teleostier der Fall ist.

Größer als die Bedeutung des Lichtes eines einzelnen Leuchttieres ist — vom allgemein biologischen Standpunkte aus — das Licht massenhaft auftretender Leuchtorganismen, das unter bestimmten Bedingungen bis zu einem gewissen Grade das Sonnenlicht ersetzen kann.

Molisch (203) hat darauf hingewiesen, wie außerordentlich häufig die abgefallenen, faulenden Blätter im Laubwald leuchten, besonders jene, die unter der — meist vertrockneten — Oberfläche der Laubdecke des Waldbodens liegen. Das Licht der zahllosen Pilzmycelien, die hier ihr stilles Zerstörungswerk verrichten, ist zwar für die Pilze selbst ohne jede ökologische Bedeutung, aber sehr naheliegend ist die Vermutung, dass es dem Heere der Insekten, Insektenlarven, Würmern u. s. w., die hier im Dunkeln leben und fast ausnahmslos mit Augen ausgestattet sind, eine Lichtquelle

bietet, die stark genug ist, um mancherlei erkennen zu lassen, was den Tieren wichtig sein kann.

Weit großartiger aber gestaltet sich die Entwicklung des Organismenlichtes in dem gewaltig ausgedehnten Lebensbezirk, in den nie ein Strahl der Sonne hinabdringt, in den ganzen ungeheueren Räumen der Weltmeere, die unterhalb einer Grenze von höchstens 500—600 m liegen.

Hier handelt es sich nicht um einzelne leuchtende Species in dunkler Umgebung, wie sie unser Johanniskäfer oder die leuchtenden Agaricusarten darstellen, sondern fast alles, was hier unten lebt, kann auch leuchten.

Der dichte Rasen der Korallen, Hydrozoën, Bryozoën, Crinoiden u. s. w. leuchtet in den verschiedensten Farben, und zwischen und über diesen Laternen der Tiefsee wimmelt das Heer der leuchtenden Würmer, Krebse, Schlangensterne, Seesterne, Cephalopoden, Fische und wie sie alle heißen.

Die extreme Entwicklung der Augen so vieler Tiefseefische erscheint uns nicht mehr paradox, wenn wir bedenken, was da unten alles leuchtet und dadurch sichtbar wird.

Auch die Farben fehlen diesem Bilde nicht. CHUN beobachtete an Thaumatolampas, dass am lebenden Tiere die mittleren Augen-Leuchtorgane prachtvoll ultramarinblau sind; das mittlere der fünf Ventralorgane strahlt himmelblau, die beiden Analorgane rubinrot. Kombiniert mit dem weißen Licht der übrigen Leuchtorgane, muss diese Lichtverteilung einen prächtigen Anblick gewähren.

Wir haben hier nur Organismenlicht in Betracht gezogen, das dem für Menschen sichtbaren Spektralbereich angehört, aber es ist nicht unwahrscheinlich, dass gerade im Organismenlicht sich sehr kurzwelliges ultraviolettes Licht in relativ großer Menge findet. Besitzen nun, wie wir wissen, manche Organismen eine andere Begrenzung des auf ihre Sehorgane wirkenden Spektralbereiches, so liegt die Vermutung außerordentlich nahe, dass für derartige Formen in manchen Lebensbezirken, die uns völlig lichtlos scheinen, genug Licht vorhanden ist. Nur für Luft käme dies wohl in Betracht, da im Wasser das ultraviolette Licht geringer Wellenlänge schon beim Durchdringen einer Schicht von wenigen Millimetern völlig absorbiert wird.

2. Lichtreizbarkeit und Lichtsinn.

Die Lichtreizbarkeit der lebendigen Substanz.

§ 9. Die notwendige Voraussetzung für die Entwicklung von Licht-Sinneszellen ist die Lichtreizbarkeit der lebendigen Substanz.

Die hohe Bedeutung des Lichtreizes im Leben der chlorophyllhaltigen Pflanzenzelle ist allgemein bekannt, weniger zahlreich sind dagegen die

Beobachtungen über Lichtreizbarkeit farblosen Plasmas, besonders des Plasmas tierischer Zellen.

Gerade diese Fälle aber haben besonderes Interesse, da sie die Lichtreizbarkeit als eine Eigenschaft zeigen, die nicht erst bei weitgehender Specialisierung und Differenzierung der Zellen auftritt, die an die Ausbildung besonderer Apparate gebunden ist, sondern die schon dem undifferenzierten Plasma zukommt.

In dieser Hinsicht kann als Beispiel ein Süßwasserrhizopod, die plumpe Pelomyxa palustris dienen. Ihr Plasmakörper enthält keinerlei Zellorganellen, denen die Funktion der Lichtreizbarkeit zukommen könnte, sondern der ganze Körper ist in ziemlich hohem Grade lichtreizbar.

Bei schwacher Belichtung, die gerade noch die mikroskopische Beobachtung bei schwacher Vergrößerung gestattet, kriechen die Tiere lebhaft umher, sobald aber das Präparat rasch belichtet wird, kommt die Plasmabewegung sofort zum Stillstande (Engelmann 40).

Einen noch stärkeren Reizerfolg erhält man an dem farblosen Ciliaten Infusor Pleuronema chrysalis, das eine rasche Belichtung mit einer Reihe heftiger Bewegungen seiner langen Cilien beantwortet. Hierbei ist auch die Dauer der latenten Wirkung des Lichtreizes gut zu beobachten, sie dauert 1—2 Sekunden (Verworn 84).

Ein wesentlich höherer Grad von Lichtreizbarkeit zeichnet jene Protisten aus, die die Erscheinung der Phototaxis zeigen.

Vorwiegend handelt es sich hierbei um Formen, die Farbstoffe enthalten, teils als Chromatophoren, teils als »Augenflecke«, teils in beiden Gestalten, und es besteht vielfach die Meinung, dass eine kausale Beziehung der Pigmente zur Lichtreizbarkeit bestehe.

Die Unrichtigkeit dieser Auffassung ist experimentell dargethan und zwar durch den Nachweis, dass es nicht die Stelle des »Augenflecks« ist, welche durch Lichtreizbarkeit ausgezeichnet die Reaktionsbewegungen des Tieres bewirkt, sondern dass das farblose Plasma, das vor dem »Augenfleck« liegt, diese Funktion erfüllt.

Lässt man von hinten her einen scharf begrenzten Schatten z. B. über eine Euglena gleiten, so erfolgt die Reaktionsbewegung erst in dem Augenblick, wenn der chlorophyllfreie Abschnitt der Zelle vor dem Augenfleck von der Verdunkelung betroffen wird (Engelmann 54).

Die Unabhängigkeit der phototaktischen Reizbarkeit von der Anwesenheit von Pigmenten irgend welcher Art beweisen aber noch besser Fälle, in denen völlig farblose Organismen Phototaxis zeigen.

Es sind drei solche Fälle bekannt, zwei betreffen Schwärmer von Chytridiaceen, die auf chlorophyllhaltigen phototaktischen Organismen parasitieren, der dritte einen Flagellaten, eine Bodo-Art, die ebenfalls von einem grünen Flagellaten lebt (Rothert 173). In dem letzteren

Fall ist der farblose Flagellat sogar stärker lichtreizbar, als der grüne, der ihm zur Nahrung dient.

Recht verbreitet ist Lichtwirkung auf farbloses Plasma bei vielen Bakterien, die zum Teil bekanntlich durch diese Einwirkung sogar getötet werden.

Wir haben also eine ganze Reihe von Beispielen, dass Licht von gewöhnlicher Intensität auf farbloses Plasma wirkt, das nicht in Sinneszellen differenziert ist.

Es fragt sich nun, ob nicht die Lichtreizbarkeit des Plasmas noch viel weiter verbreitet, vielleicht eine allgemeine Eigenschaft der lebendigen Substanz ist, die nur deshalb bei vielen Zellarten nicht ohne weiteres zu beobachten ist, weil die angewandten Lichtintensitäten zu gering sind, weil also, mit anderen Worten, die Reizschwelle für Licht bei diesen Zellen sehr hoch liegt.

In der That übt Licht von sehr hoher Intensität Einwirkungen auf Gewebe aus, die sonst keine Zeichen von Lichtreizbarkeit erkennen lassen.

Bei Intensitäten von 5000—8000 Kerzen wird das Corneaepithel schon nach kurz dauernder Einwirkung in merklicher Weise affiziert. Bei längerer Wirkung tritt Nekrose der Zellen ein, wobei besonders die Zellkerne betroffen werden. Auch die fixen Hornhautzellen gehen zu Grunde, nachdem sie vorher amitotische Kernteilungen durchgemacht haben (Ogneff 132).

Als Objekte dienten bei diesen Versuchen: Frosch, Taube und Kaninchen.

Ähnliche Fälle von Lichtwirkung auf Gewebe, die im allgemeinen als nicht lichtreizbar gelten, kennen wir noch in ziemlicher Zahl (Jensen 193).

Wenn wir auf Grund solcher Erfahrung auch nicht behaupten können, dass Lichtreizbarkeit eine allgemeine Eigenschaft aller lebendigen Substanz ist, so geht doch die weite Verbreitung einer Einwirkung des Lichtreizes auf das Plasma aus dem Mitgeteilten zur Genüge hervor und die hohe Lichtreizbarkeit der Lichtsinnzellen erscheint nur als Specialfall eines viel verbreiteten Phänomens.

Für das Problem der Lichtwirkung auf die Sinneszellen ergibt sich hieraus eine etwas veränderte Fragestellung. Es heißt nicht mehr: Wie setzt sich der Lichtreiz in Nervenerregung um? sondern diese Frage lautet: Wie setzt sich der Lichtreiz in Erregung der lebendigen Substanz um?

Lichtreizbarkeit und Lichtsinn.

§ 10. Es wäre eine Ungereimtheit, wollte man überall, wo Lichtreizbarkeit nachgewiesen worden ist, von einem Lichtsinn sprechen.

Der »Sinn« erfordert ein Sinnesorgan, dessen Erregungszustand von der Stelle seines Ursprungs weitergeleitet wird und durch Übertragung auf ein Erfolgsorgan eine Wirkung ausübt. Wenn wir von einem

Lichtsinn sprechen, so ist also schon eine bestimmte Kompliziertheit der Struktur gemeint, eine Differenzierung der lebendigen Substanz, die der Reizrezeption dient, von jener, die die motorische Reaktion bewirkt.

Dass die Unterscheidung in den Grenzfällen willkürlich wird, ist selbstverständlich: Bei Euglena z. B. ist nur eine kleine Plasmaanhäufung vor dem Pigmentfleck lichtreizbar, der Effekt der Lichtreizung kommt im Schlage der Geißel zum Ausdruck, wird also vom Orte der Rezeption zu dem der Reaktion geleitet. Alles dies geht innerhalb einer einzelnen Zelle vor sich und es bleibt völlig Sache des Geschmackes oder des naturwissenschaftlichen Taktes, ob man hier von Lichtreizbarkeit oder Lichtsinn sprechen will.

Ähnlich fraglich liegt die Sache bei Pflanzen, bei denen Rezeption des Lichtreizes und Ausführung der Reizbewegung auf verschiedene Zellkomplexe verteilt wird, aber kein »Nervensystem« im engeren Sinne die Verbindung vermittelt, was für manchen vielleicht hinreicht, bei den Einrichtungen der Rezeption des Lichtreizes bei Pflanzen nicht von einem Lichtsinn zu sprechen.

Die leichte Missverständlichkeit des Begriffes »Sinn«, wenn er auf Tiere angewandt wird, ist ja genugsam erkannt und hat zu dem Vorschlag einer sog. objektiven Nomenklatur geführt (Beer, Bethe und Üxküll und E. H. Ziegler), durch deren neugeschaffene Worte es vermieden werden sollte, dass bei Beschreibung physiologischer Vorgänge im Nervensystem von Tieren an psychische Prozesse gedacht würde. Nach diesem Vorschlag sollte man in der vergleichenden Physiologie überhaupt nicht von »Sinnen« sprechen.

Prinzipiell ist diese Bestrebung gerechtfertigt, aber die unsprechbaren und schwerfällig im Satz verwendbaren Ausdrücke anzunehmen, die hier vorgeschlagen wurden, sträubt sich das Sprachgefühl.

Es mag die allgemeine Erklärung genügen, dass im folgenden die Worte »Sinn«, »Lichtsinn«, sehen = Betätigung des Lichtsinnes u. s. w. ohne jedes psychologische Valeur gebraucht werden, soweit nicht ein anderes ausdrücklich bemerkt ist.

Es giebt nun aber einige Fälle, die einer besonderen Untersuchung bedürfen, um zu entscheiden, ob wir es mit dem Ausdruck einfacher Lichtreizbarkeit oder mit Betätigung eines Lichtsinnes zu thun haben.

§ 11. Sie sind als »Lichtsinn augenloser Tiere« beschrieben worden Nagel 131 a) und haben zu verschiedenen Deutungen Anlass gegeben. Es giebt eine Reihe von Tieren, bei denen keine Spur von Lichtsinnorganen bisher gefunden worden ist, und die, wie die Beobachtung lehrt, doch im stande sind, auf Lichtreize mit lebhaften Bewegungen zu reagieren. Das, was wir als die Kardinalfunktion aller Sehorgane ansehen dürfen (s. u.), die Regulation von Bewegungen, erfolgt hier scheinbar ohne Vermittlung von specifischen Sinnesorganen.

Abgesehen von einigen Erfahrungen an Tieren, denen die bekannten Sehorgane geblendet waren, beziehen sich die Angaben, die heute noch unter der Rubrik: »Lichtsinn augenloser Tiere« gebracht werden können, auf eine ganze Anzahl von Acephalen, Schwammlarven, Aktinien, Schlangensternen und Seeigel.

Die Lichtreaktionen bei Regenwurm und Amphioxus, die früher hier angeführt wurden, haben sich in der Weise aufgeklärt, dass die specifischen Lichtsinnzellen bei diesen Tieren aufgefunden wurden.

Was die Menschen anlangt, so haben wir besonders durch Nagel's (131 a) Untersuchungen drei Typen von Lichtreaktionen kennen gelernt, die ganz den Charakter der Fluchtbewegungen tragen, wie wir sie sonst durch Lichtsinnorgane ausgelöst sehen.

Am höchsten ist die Lichtreizbarkeit bei Psammobia vespertina. Das Tier entbehrt jeder Pigmentierung und liegt meist fast vollständig im Sande vergraben, so dass nur die Mündungen der Siphonen hervorsehen, eine plötzliche stärkere Belichtung bringt die Siphonen zu rascher Kontraktion. Verdunkelung wirkt kaum nachweisbar als kontraktorischer Reiz.

Während hier also fast ausschließlich der Lichtzuwachs die Reaktionsbewegung auslöst, verhält sich die Auster (Ostrea) umgekehrt. Das Tier zeigt eine typische Schattenreaktion. Lässt man über eine Auster, die die Schalen geöffnet hat, einen Schatten hinweggleiten, so klappt sie rasch die Schalen zu. Eine Steigerung der Lichtintensität bewirkt keine Reaktion. Endlich kommen auch Formen vor, bei denen stärkere Belichtung wie auch Beschattung eine Kontraktion auslöst, z. B. Cardium, Venus, Pholas (Nagel).

Dass es sich nicht um andere Nebenwirkungen, zufällige Erschütterungen oder Wirkung der Wärmestrahlen handelt, wurde durch die Versuchsanordnung Nagel's ausgeschlossen. Es handelt sich um die Interpretation dieser Beobachtungen, die in verschiedener Richtung versucht ist. Nagel griff zu der Hilfshypothese der »Wechselsinnesorgane« und nahm an, dass bei niederen Tieren sehr wohl dieselbe Sinneszelle für mehrere Reizqualitäten als Rezeptor dienen könne. Ohne auf eine allgemeine Diskussion dieser Möglichkeit einzugehen, sei nur betont, dass eine solche Annahme keineswegs zwingend ist, dass vielmehr noch zwei Erklärungen möglich sind, die bei Mangel positiver Instanzen für irgend eine Auslegung dieselbe Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen dürfen.

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass die Zahl der Fälle, in denen Lichtreaktionen bei augenlosen Tieren beobachtet wurden, sich mit der wachsenden Kenntnis primitiver Sehorgane stets vermindert hat, so dass die Möglichkeit nahe liegt, dass auch die genannten Acephalen Lichtsinnzellen besitzen, die uns nur noch unbekannt sind, eine Annahme, die um so näher liegt, als einige Muscheln, z. B. Pecten und Spondylus, ja recht hoch

entwickelte Augen zeigen, und die fast zur Gewissheit wird, nachdem Weber (230) auch beim Genus Cardium in großer Zahl Sinnesorgane nachgewiesen hat, die wohl mit größter Wahrscheinlichkeit als Lichtsinnorgane angesprochen werden dürfen, z. B. stehen bei Cardium muticum auf den 200 Tentakeln ca. 100 »Augen«.

Nachdem wir aber die direkte Lichtreizbarkeit als eine Eigenschaft kennen gelernt haben, die keineswegs an das Vorhandensein besonderer Differenzierungen gebunden ist, sondern auch in indifferenten Zellen (z. B. Pelomyxa) einen nennenswerten Grad erreichen kann, und nachdem ferner die direkte Erregbarkeit des Musculus dilatator pupillae der Fische sowie der Chromatophoren der Cephalopoden durch Licht sicher erwiesen ist (Steinach), läge es auch im Bereich der Möglichkeit, die raschen Kontraktionen der Siphonen und des Mantelrandes der Acephalen als direkte Wirkungen des Lichtes auf die Muskeln aufzufassen, nicht als Reflexe, die durch Sinnesorgane und Nerven vermittelt werden (Th. Beer).

Es lässt sich also mit den Lichtreaktionen der augenlosen Tiere zurzeit wenig anfangen, sie sind zu vieldeutig, um bestimmte Vorstellungen aus ihnen gewinnen zu können.

Wir wollen im folgenden von einem Lichtsinn da reden, wo das Vorhandensein von Zellen oder Zellkomplexen festgestellt ist, die:

1. durch besonders (relativ) hohe Lichtreizbarkeit ausgezeichnet und
2. befähigt sind, durch Übertragung ihres Erregungszustandes auf räumlich getrennte, selbst nicht, oder in geringem Grade lichtreizbare Organe, Reaktionen (Bewegungen u. s. w.) dieser Organe oder der ganzen Organismen herbeizuführen.

Es ist nicht nötig, dass die Vermittlung des Erregungszustandes vom Reizaufnahmeorgan (Rezeptor) zum Erfolgsorgan durch Nerven geschieht, auch morphologisch sehr einfach erscheinende Plasmaverbindungen der einzelnen Zellen untereinander können das Substrat der Übermittlung des Reizerfolges sein.

In dieser Fassung ist der Begriff weit genug, um auch die Lichtsinnorgane der Pflanzen mit einzuschließen, wie sie Haberland (197, 198) uns kennen gelehrt hat, während Reaktionen einzelner Zellen (Protisten) nicht mit umfasst werden.

3. Gesichtssinn und optischer Raumsinn.

§ 12. Die Fähigkeit, durch geringe rasche Änderungen in der Intensität (und Qualität) des Lichtsinnes erregt und durch Vermittlung von Leitungs- und Erfolgsorganen zu Reaktionen veranlasst zu werden, ist noch nicht das, was wir »sehen« nennen. Zu dem Begriff des »Sehens« gehört immer noch das Moment einer Beziehung des Erregungszustandes auf den Raum hinzu.

Die biologische Bedeutung unseres Gesichtssinnes liegt darin, dass er ein Raumsinn ist, und es entsteht die Frage, ob der Lichtsinn überall, wo er vorkommt, als optischer Raumsinn entwickelt ist.

Der Gesichtssinn.

Die erste Bedingung, die erfüllt sein muss, wenn wir »sehen« sollen, ist ein bestimmter Erregungszustand der Retina, ein Nebeneinander verschiedener Erregungszustände der einzelnen rezipierenden Netzhautelemente.

Die Verteilung dieser Erregungszustände ist durch zwei Faktoren bestimmt:

1. Durch die Verteilung der Lichtintensität (und Qualität), die durch die Wirkung unseres dioptrischen Apparates bewirkt wird, d. h. durch die Beschaffenheit des Netzhautbilder; und
2. Durch die physiologischen Qualitäten der Netzhautelemente, durch ihre specifische Energie, die bei bestimmter Reizung ganz bestimmte Erregungswerte liefert.

Eine vergleichende Betrachtung hat zu ermitteln, in welcher Form im Tierreich diese beiden Momente, die ja notwendig überall gegeben sein müssen: der Reiz und die Reizbarkeit, das Zustandekommen des »Sehens« bewirken.

Die erste Frage ist also die, ob zum »Sehen« stets ein Netzhautbild notwendig ist, das die Eigenschaft des menschlichen Netzhautbildes hat, d. h. das den Gegenständen, die gesehen werden, geometrisch ähnlich ist.

Die landläufige Anschauung, dass zum Sehen eines »Bildes« der Außenwelt, der Umgebung, auch ein Netzhautbild gehörte, enthält (bewusst oder unbewusst) eine Reihe von Vorstellungen über das Verhältnis von Reiz, physiologischem Vorgang und psychischem Parallelvorgang, die, wenn sie explicite ausgesprochen werden, wohl kaum bei irgend einem mehr Beifall finden werden, der mit den betreffenden Fragestellungen überhaupt vertraut ist.

Das, was als Erregung von Nervenzellen (Ganglienzellen) im Organismus die Reaktionsbewegung auf den Lichtreiz hin auslöst, ist doch ebensowenig die Außenwelt, wie das Netzhautbild, sondern der Erregungszustand der Netzhaut-Sinneszellen.

Wären unsere dioptrischen Einrichtungen im Auge so unvollkommen, dass keinerlei »Bild« auf der Netzhaut entstünde, so würden wir trotzdem ein Bild der Umgebung sehen, nur würde es natürlich anders geartet sein, als das Bild, das wir unter den wirklich gegebenen Verhältnissen benutzen. Könnte ein solches hypothetisches »Bild« uns nützen?

Die Frage muss entschieden bejaht werden, denn wenn das Bild, das wir uns auf Grund des verschieden intensiven Erregungszustandes der Netzhautelemente von der Außenwelt machen, auch noch so unvollkommen wäre, es würde uns doch immer gestatten, Veränderungen der Außenwelt qualitativer und quantitativer Art zu bemerken, da diese Veränderungen, oberhalb

einer gewissen Grenze ja natürlich auch Veränderungen des Erregungszustandes der Netzhautelemente zur Folge haben müssten. Nur würde die Deutung dieser Veränderungen insofern anders sein, als bei fehlenden, bildentwerfenden Apparaten die Veränderungen der Außenwelt einerseits, des Erregungsstandes des Sinnesepithels andererseits in keinem einfachen Verhältnis zu einander stehen würden.

Die Veränderung des Erregungszustandes der Sinneszellen würde auch unter diesen Verhältnissen eine (mathematische) Funktion der Veränderungen der Außenwelt sein, nur würde das funktionelle Abhängigkeitsverhältnis nicht das der einfachen direkten Proportionalität sein, wie wir es bei unserem Sehen gewöhnt sind.

Die Frage, ob Organismen mit primitiven Lichtsinnorganen ohne bildgebende Apparate ein »Bild« der Außenwelt »sehen«, hat ganz genau ebensowenig Sinn, wie die Frage, warum wir das umgekehrte Netzhautbild aufrecht sehen, eine Frage, die heute zu stellen geradezu als einen Einwand gegen den Frager angesehen werden muss.

Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen dem Sehen mit primitiven Sehorganen von dem Sehen mit hoch vervollkommneten, jedenfalls darf er nicht ohne Beweis a priori angenommen werden.

Stets giebt ein Sehorgan ein »Bild« der Außenwelt und dieses Bild ist ganz außerordentlich verschieden naturgetreu.

Die Arten des »Sehens« ausschließlich zu klassifizieren nach der Art der Reizung (Netzhautbilder oder nicht), der sie unterworfen sind, ist unberechtigt.

Eine andere Frage ist die, ob sich aus dem Bau und den beobachteten Leistungen der Sehorgane Schlüsse auf Verschiedenheiten in der Art des Funktionierens ziehen lassen (Formen- und Bewegungssehen). Das klassifikatorische Moment ist dann in der verschiedenen Umarbeitung des Reizes durch die verschiedenen Sinnesorgane gegeben.

Was wir erfordern müssen, damit gesehen werden kann, ist nur das eine: dass Verschiedenheiten in den Erregungszuständen der einzelnen Sehelemente gleichzeitig bestehen, irgend etwas, was man physikalisch ein »Bild« der Außenwelt nennen könnte, braucht dabei nicht notwendig zu entstehen.

So haben wir im einfachsten Falle »Augen«, die nur Licht aus einer ganz bestimmten, eng begrenzten Richtung aufnehmen und in denen kein Unterschied der Erregung der (sehr wenig zahlreichen) Sehzellen besteht. Kombinieren sich solche primitiven Sehorgane in genügender Anzahl, so dass jedes einen kleinen Ausschnitt des optischen Raumes beherrscht, so ist damit derselbe Zustand geschaffen, als ob auf ein Sehepithel, das alle die Zellen der einzelnen Augen vereinigt enthielte, durch dioptrische Apparate ein aufrechtes Bild der Umgebung entworfen würde, denn die Augen zeigen die Lichtintensitäten an, die in verschiedenen Richtungen herrschen.

Auch wenn in einem Auge ein »Bild« der Außenwelt entworfen wird, braucht es keineswegs den äußeren Gegenständen geometrisch ähnlich zu sein. So ist z. B. das Auge von Squilla walzenförmig, die Längsachse der Walze steht horizontal, an einer Stelle hat sie noch eine Einschnürung. Bei einer derartigen Einrichtung sind natürlich alle Dimensionen in der einen Richtung verzerrt, die Proportionen der horizontalen und vertikalen Dimensionen eines Gegenstandes erscheinen im Bilde ganz falsch, es werden alle vertikalen Abstände unverhältnismäßig groß.

Die Einrichtung hat denselben Erfolg wie die Art des Schliffes, der bei Thermometern angewandt wird, um den schmalen Quecksilberfaden als ein breites Band erscheinen zu lassen (Exner).

Durch die Einschnürung der Walze muss außerdem für eine Reihe von Gegenständen monokulare Diplopie zu stande kommen, alles Momente, die für unsere Art zu sehen große Erschwerungen bedingen würden, die aber nicht als generelle Minderwertigkeiten aufgefasst werden dürfen.

Wie auch das »Bild« der Außenwelt in einem Sehorgan physikalisch beschaffen sein mag: die Leistung des Organs hängt ganz wesentlich von dem zweiten Faktor ab, den wir oben erwähnten, von der Beschaffenheit der rezipierenden Elemente und weiter von der Verarbeitung, die die Erregungszustände der Sehzellen im Nervensystem erfahren.

Verhältnis von Reiz und Reaktion.

§ 13. Um eine richtige Vorstellung von der Art dieser Verarbeitung des Lichtreizes in den rezipierenden Elementen zu gewinnen, muss hier an einige allgemeine Erfahrungen über das Verhältnis des Lichtreizes zu den Vorgängen in den Lichtsinnzellen erinnert werden.

Es kann Licht von messbarer Intensität auf eine Lichtsinnzelle einwirken, ohne dass sich diese im Zustande der Erregung befindet, ohne dass also »Licht« empfunden wird, erst bei einer gewissen Intensität, der »Reizschwelle«, beginnt die Erregung der Lichtsinnzelle.

Steigt die Lichtintensität von ihrem Schwellenwert aus an, so nimmt die Größe der Erregung zu, aber langsamer, als die Lichtintensität steigt. Endlich wird bei zunehmender Lichtstärke ein Punkt erreicht, bei dem sich die Lichtsinnzelle im Zustande maximaler Erregung befindet, die »Reizhöhe« ist erreicht, und wie weit nun auch noch die Reizstärke gesteigert werden mag, der Erregungszustand wird keine Steigerung mehr erfahren können.

Innerhalb der Strecke zwischen Reizschwelle und Reizhöhe gehört stets eine gewisse Größe der Veränderung in der Intensität des Lichtreizes dazu, um die physikalische Veränderung in eine physiologische umzusetzen, d. h. um die Größe der Erregung der Sinneszelle zu verändern. Diese Größe der Veränderung wird die »Unterschiedsschwelle« genannt.

Ihr absoluter Wert ist je nach der Reizstärke ganz außerordentlich verschieden, der relative Wert dagegen ist für mittlere Reizstärken in ziemlich weiten Grenzen konstant.

Für den Lichtreiz beträgt die relative Unterschiedsschwelle für mittlere Lichtstärken beim Menschen $^1/_{120}$, d. h. als Veränderung des Erregungszustandes der Netzhautzellen wird eine Schwankung der Beleuchtung erst merkbar, wenn sie $^1/_{120}$ der vorhandenen Lichtintensität betrug.

Für sehr geringe und sehr hohe (aber noch unterhalb der Reizhöhe gelegene) Lichtintensitäten ist die relative Unterschiedsschwelle größer. In dem Bereich der »mittleren« Lichtintensitäten erreicht also die relative Unterschiedsschwelle ein Minimum, d. h. in diesem Intervall werden am feinsten Beleuchtungsunterschiede wahrgenommen.

Es wird also für einen Organismus immer am günstigsten sein, bei einer derartigen Beleuchtung zu sehen, und wenn stärkere Intensitäten einwirken, werden wir Einrichtungen zu erwarten haben, die das Licht bis zu »mittlerer« Stärke abschwächen.

Welche Intensitäten für einen einzelnen Organismus »sehr schwach«, »mittel« und »stark« sind, würde sich nur experimentell ermitteln lassen, aber offenbar kommen hier gewaltige Unterschiede vor.

Wenn wir die Annahme machen, dass bei einem Tier, das zunächst positiv phototaktisch ist, die Umkehr zur negativen Phototaxis zusammenfiele mit dem Übergang von »mittleren« zu »starken« Reizen, so würde z. B. diese Grenze für den Regenwurm (Allolobophora) schon bei etwa 0,012 Meterkerzen liegen, denn unterhalb dieser Lichtintensität bei 0,0011 Meterkerzen ist er positiv; oberhalb negativ phototaktisch (Adams 187).

Wenn andererseits in einer Beleuchtung, die uns blendend erscheint, Insekten und Vögel offenbar noch sehr gut Intensitätsunterschiede erkennen, so muss die Reizhöhe für sie viel später erreicht werden, als für menschliche Augen.

Ganz außerordentliche Unterschiede in der absoluten Intensität von Reizschwelle und Reizhöhe kommen an demselben Sinneselement vor infolge der Fähigkeit, sich an verschiedene Beleuchtungen zu adaptieren. Während bei großer Helligkeit der Umgebung die Erregbarkeit unseres Auges relativ gering ist und die »blendende« Stärke eines Lichtreizes erst bei sehr großer Intensität auftritt, steigt die Erregbarkeit bei abnehmender Helligkeit rasch um das tausendfache und die Intensität des Reizes, bei dem die Reizhöhe erreicht wird, sinkt außerordentlich. Ebenso sinkt die Reizschwelle. Das sind alles alltägliche Erfahrungen, die aber für das Verständnis der Einrichtungen zur Unterstützung des Lichtsinns der Tiere sehr wesentlich sind und nie aus dem Auge verloren werden dürfen.

Für die Größe des Reizerfolges im Auge ist nicht die relative Ver-

änderung der Lichtintensität allein maßgebend, sondern auch die Geschwindigkeit, mit der die Änderung erfolgt. Bei sehr langsamer Veränderung ist die relative Unterschiedsschwelle außerordentlich groß.

Diese Eigenschaft zeigt deutlich, dass für die physiologische Leistung des Auges nicht das photochemische Grundgesetz gilt, nach der die Produkte aus Zeit und Lichtintensität ein Maß für die Größe der Wirkung ist. Wenn wir eine Lichtquelle, die schwächer ist als der Schwellenreiz, auch stundenlang ansehen, werden wir sie doch nie erkennen, denn das Auge summiert nicht, wie die photographische Platte, die Lichtwirkungen in der Zeiteinheit. Eine Beeinflussung der Art, wie die folgenden Reize aufgenommen werden, wenn ihrer viele aufeinander folgen, ist nur dann zu erkennen, wenn dieselben rascher folgen, wie die kurze Zeit der »Nachwirkung« des einzelnen Reizes dauert.

Die Betonung der Thatsache, dass das Grundgesetz der photochemischen Wirkung an den Sehorganen nicht nachweisbar ist, könnte leicht zu Missverständnissen führen. Natürlich muss der einzelne photochemische Prozess, durch den die »Sehsubstanzen« verändert werden, diesem Gesetz folgen, soweit es ein allgemeines chemisches Gesetz ist. Ausnahmen von solchen Gesetzen des chemischen Geschehens giebt es im Organismus nicht. Was wir in der Leistung eines Sehorganes beobachten, ist aber nicht die Zersetzung der »Sehsubstanz«, sondern eine komplizierte Folgereaktion davon. Weshalb nun gerade eine Summation subminimaler Dauerwirkungen nicht zu stande kommen kann, ist ohne weiteres verständlich, wenn man sich den Chemismus des Stoffwechsels der Sehzellen klar macht. Die Zersetzungsprodukte der »Sehsubstanzen«, die als Reiz wirken, werden weiter verarbeitet, entweder in der Zelle selbst oder nach Übergang in den Säftestrom in anderen Geweben, und können sich daher nicht anhäufen, wie sie es in einem chemischen System thun, in dem die Reaktionsprodukte nicht fortgeschafft werden. Da aber eine bestimmte Konzentration der Zersetzungsprodukte nötig ist, um als Schwellenreiz zu wirken, so kann dieser eben bei subminimalen Reizen nicht erreicht werden. Die Ungültigkeit des photochemischen Grundgesetzes bezieht sich nicht auf den einzelnen Teilvorgang, sondern auf die Reaktion des ganzen Systems.

In bezug auf die Geschwindigkeit der Prozesse, die in den Sehzellen ablaufen, speciell in bezug auf das Ansprechen auf einen Lichtreiz und auf das Abklingen seiner Wirkung, werden wahrscheinlich sehr große Unterschiede im Organismenreich bestehen.

Nur in bezug auf den ersten Punkt haben wir spärliche experimentelle Erfahrungen, für den zweiten sind wir auf Analogieschlüsse angewiesen.

Während für das menschliche Auge die kaum messbar lange Dauer des elektrischen Funkens vollständig ausreicht, um die Netzhautelemente in Thätigkeit zu setzen, muss, wie Romanes angiebt, bei manchen Medusen

(Tiaropsis polydiademata) selbst ein starker Lichtreiz länger wie 1 Sekunde einwirken, wenn er eine Bewegungsreaktion auslösen soll, also mehrere tausendmal länger, wie beim menschlichen Auge.

Zwischen beiden Extremen werden viele Übergänge liegen, über die wir experimentell noch nichts wissen.

Von der Geschwindigkeit des Abklingens einer Erregung in den Sinneselementen hängt es wesentlich ab, wieviel Eindrücke in der Zeiteinheit isoliert aufgefasst werden können, und diese Zahl zu kennen ist von Interesse für die Vorstellung davon, was Tiere sehen können, wenn sie sich mit mehr oder minder großer Geschwindigkeit bewegen.

Für das menschliche Auge wissen wir, dass auch bei heller Beleuchtung Objekte nicht mehr getrennt wahrgenommen werden können, wenn ihrer etwa 10 pro Sekunde durch das Gesichtsfeld ziehen. Schon bei 15—17maligem Wechsel in der Sekunde sehen wir überhaupt keine Diskontinuität mehr.

Es entspricht dieser Zustand der gleichmäßigen Dauererregung der Lichtsinnzellen durch intermittierende Reize gewissermaßen dem Zustande des vollkommenen Tetanus des Muskels, wenn auch die Parallelisierung nicht durchweg möglich ist (Summation der Zuckungen beim Muskel, die beim Verschmelzen der Sinneseindrücke nicht erfolgt).

Nun sind für den Tetanus des Säugetiermuskels im allgemeinen auch nur 10—20 Reize pro Sekunde nötig, und wie unser Auge nur fähig ist, etwa 10 Eindrücke pro Sekunde getrennt aufzufassen, so sind auch unsere Muskeln nur zu etwa 10 willkürlichen Einzelkontraktionen in der Sekunde fähig.

Die Zahl der Reize festzustellen, die einen Muskel in unvollständigen oder vollständigen Tetanus bringen, ist sehr einfach, und wenn wir annehmen, dass ebenso wie beim Menschen der Ablauf der Prozesse im Sehepithel etwa mit derselben Geschwindigkeit von statten geht, wie der Ablauf der Prozesse im Muskel, so können wir uns über diese letztere Größe, die einer direkten Bestimmung zurzeit nicht zugänglich ist, eine Vorstellung bilden.

Es ist vom biologischen Standpunkte aus sehr wahrscheinlich, dass die Geschwindigkeit der Prozesse im Sinnesorgan und Erfolgsorgan von gleicher Größe ist, denn ein Überwiegen eines Teils würde funktionell bedeutungslos sein, die trägere Komponente würde die Leistung des ganzen Apparates bestimmen.

Es bestehen nun ganz gewaltige Differenzen in der Zahl der Reize, die beginnenden Tetanus herbeiführen. Die Zahl beträgt für:

Schildkröte	3	Reize	pro	Sekunde
Frosch (je nach der Temperatur und dem Muskel)	6—20	»	»	»
Säugetiere	12—20	»	»	»
Vögel (Bussard)	ca. 70	»	»	»
Insekten (Musca)	ca. 350	»	»	»

Das sind Unterschiede um das mehr als Hundertfache, und wir gehen kaum in der Annahme fehl, dass auf sensorischem Gebiet dieselben Unterschiede realisiert sein werden.

Was aber würde es bedeuten, wenn unsere Sinne um das 30fache rascher (Vergleich mit Insekten) oder um das 3—4 fache langsamer (Schildkröte) funktionierten?

Wenn wir uns mit gewöhnlicher Geschwindigkeit des ruhigen Ganges bewegen, d. h. mit ca. 1,5 m pro Sekunde, so können wir alles um uns ruhig betrachten, jeden Stein am Wege erkennen, ihm ausweichen, wenn wir wollen, selbst wenn er schon unmittelbar vor unseren Füßen liegt.

Könnten wir uns 30mal rascher auf der Erde bewegen, d. h. mit 45 m pro Sekunde (162 km pro Stunde), so würden bis auf ziemliche Entfernung von uns alle Gegenstände ununterscheidbar werden, sie würden bei dieser doppelten Schnellzugsgeschwindigkeit vorbeirasend nur einen flimmernden Eindruck hinterlassen und Hindernisse könnten nur auf große Entfernung erkannt und gemieden werden. Die angenommene Geschwindigkeit würde höher sein, wie der Weltrekord der Automobile.

Wäre aber unser Auge so raschen Wechsels der Erregungszustände fähig, wie wahrscheinlich das Insektenauge, so könnten wir bei der rasenden Fahrt noch eben so gemütlich alles um uns erkennen, wie vorher beim langsamen Spaziergang.

Wenn also Bienen mit 10 m pro Sekunde oder mehr fliegen, so wäre das für sie eine höchst langsame Bewegung, und die Fluggeschwindigkeit der Taube, wenn wir sie selbst auf 20 m pro Sekunde ansetzen, würde, bei 6mal rascherem Funktionieren des Sinnesapparates, nur soviel bedeuten, wie für uns eine Geschwindigkeit von 3,5 m pro Sekunde, d. h. der Tourengeschwindigkeit eines bequemen Radfahrers.

Die Grenze der Fluggeschwindigkeit der Vögel scheint bei ca. 90 m pro Sekunde zu liegen (Mauersegler, Blaukehlchen beim Wanderflug), was auf den Maßstab unserer Sinne umgerechnet kaum 15 m pro Sekunde entsprechen würde, d. h. 54 km pro Stunde, etwa der Geschwindigkeit des Zeppelin'schen Luftschiffs von 1907, für ein Insekt aber erst etwa 3 m pro Sekunde nach menschlichem Sinnesmaß bedeuten dürfte.

Eine der wichtigsten physiologischen Eigenschaften des menschlichen Auges besteht darin, dass es vermittels des Kontrastes im stande ist, funktionell die groben Mängel des dioptrischen Apparates, resp. des durch diesen entworfenen Netzhautbildes, auszugleichen, und wie weiter unten gezeigt werden soll, spielt diese Fähigkeit im Sehen vieler Tiere eine möglicherweise noch bedeutsamere Rolle, als bei uns.

Unter diesen Umständen ist es von höchstem Interesse, experimentell zu ermitteln, ob die Fähigkeit des Kontrastes wirklich auch anderen Augen von ganz anderer Bauart zukommt.

Eine sehr sinnreiche Methode zum objektiven Nachweis des Simultankonstrastes bei Tieren verdanken wir Viktor Bauer. In dem kleinen Isopoden Idotea tricuspidata Desm. fand er ein Objekt, das in dem Formzustand seiner Chromatophoren einen scharfen Indikator für bestimmte Erregungszustände der Augen bietet. Die Chromatophoren sind nicht direkt lichtreizbar, sondern nur reflektorisch von den Augen aus.

Auf hellem Grunde werden die Tiere in diffusem Tageslicht hell, auf dunklem Grunde dunkel.

Die experimentelle Analyse dieser Prozesse führt zu dem Ergebnis, dass im Komplexauge der Idotea zwei gegensinnige Reize wirken, die die Chromatophoren in entgegengesetztem Sinne zu beeinflussen streben: der durch das Licht direkt erzeugte »Weißreiz« und der in dem ungereizten Teil des Auges indirekt induzierte »Schwarzreiz«. Nach dem Verhältnis der Stärke beider Reize richtet sich der Kontraktionszustand der Chromatophoren. Wir haben hier genau die Vorgänge, die beim simultanen Helligkeitskontrast im menschlichen Auge subjektiv nachweisbar sind, und finden so in den Prinzipien des Sehens bei Arthropoden und Vertebraten eine bemerkenswerte Übereinstimmung.

Endlich mag auch noch erwähnt werden, dass das Purkinje'sche Phänomen, d. h. die Veränderung der Farbenwerte bei abnehmender Beleuchtung, durch die unserem Auge in der Dämmerung zuerst die roten Farbentöne unsichtbar werden, während die blauen unverhältnismäßig hell hervortreten, auch für Hühner festgestellt werden konnte, indem den Tieren Körner auf verschiedenfarbigem Grunde geboten wurden. Während die helladaptierten Tiere nach den Körnern auf allen Farben gleich oft pickten, wurde bei Dunkeladaptation niemals nach den Körnern auf rotem Grunde gepickt (Katz und Révész 229).

Der optische Raumsinn und andere Raumsinne.

§ 14. Bis zu einem gewissen Grad ist jeder Sinn ein Raumsinn, indem er Kunde giebt von Objekten, die außerhalb des gereizten Organismus den Raum erfüllen.

Wenn wir aber vom Raumsinn sprechen, so meinen wir im allgemeinen einen Sinn, der die Kenntnis der gegenseitigen räumlichen Anordnung der Objekte möglichst genau vermittelt, und hierzu eignen sich die verschiedenen Sinnesqualitäten durchaus nicht alle gleich gut.

Der Grund, weshalb der optische Raumsinn unter den meisten Bedingungen allen anderen Raumsinnen weit überlegen ist, wird am besten ersichtlich, wenn man ganz allgemein die Frage diskutiert, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, damit ein irgendwie geartetes »Bild« der Außenwelt psycho-physiologisch zu stande kommen kann.

Als »Bild« im allgemeinsten Sinne soll bezeichnet sein: der gleichzeitige Erregungszustand verschiedener Sinneselemente, deren jedes zu dem Zustande eines bestimmten Raumteils in gesetzmäßiger Beziehung steht.

Diese gesetzmäßige Beziehung kann nur dadurch zu stande kommen, dass von dem einzelnen Raumteil aus irgend eine Energieform zu dem Organismus und seinen Sinneszellen hingelangt, die, als Reiz wirkend, die Sinneszellen in einen Erregungszustand bestimmter Intensität versetzt.

Jede Sinneszelle, die für einen Raumsinn verwendet werden soll, muss ein »Lokalzeichen« haben. Psychologisch gesprochen heißt das, dass ihre Erregung mit der Vorstellung verbunden sein muss, dass ein Reiz aus einer bestimmten Richtung einwirkt. Physiologisch kommt die Wirkung dadurch zum Ausdruck, dass eine bestimmte Sinneszelle durch ihren Erregungszustand ein derartiges Zusammenwirken der Bewegungsapparate auslöst, dass der Körper eine bestimmte Orientierung einnimmt. Er kann sich mit seiner Bewegungsrichtung in die »Richtung« des Reizes einstellen oder entgegengesetzt, oder in einem beliebigen Winkel dazu.

Als »Richtung« eines Reizes bezeichnen wir die gedachte Verbindungslinie von Reizquelle und Reizempfänger (Sinneszelle).

»Richtung« ist keine physiologisch wirksame Größe, für den Erregungszustand einer Sinneszelle ist nur maßgebend die Intensität und Qualität des Reizes, nicht seine »Richtung«.

Die Vorstellung der »Richtung« ist etwas, was wir hinzuthun, ist der Ausdruck des Lokalzeichens der Sinneszelle.

Das Problem, das für die physiologische Auffassung der Raumsinne besteht, liegt darin: Wie kommt es, dass, obgleich wir im Reize keine »Richtung« als physiologischen Faktor gegeben haben, obgleich wir die »Richtung« nur zu dem Erregungszustande einer bestimmten Sinneszelle hinzu interpretieren, doch — jedenfalls für den Gesichtssinn — diese angenommene »Richtung« des Reizes übereinstimmt mit der objektiven Richtung, die durch die Verbindungslinie von Reizquelle und erregter Sinneszelle bestimmt ist?

Wir wollen von dem einfachsten Fall ausgehen, in dem wir »richtende« Einflüsse von Reizen kennen, von den gerichteten Bewegungen der Protisten. Hier besteht nur ein in Erregung befindliches Element, das auch nur ein Bewegungsorganoid in Aktion setzen kann. Denken wir an einen Flagellaten (z. B. Euglena), der nur an einer beschränkten Stelle des Zellkörpers lichtreizbar ist und bei bestimmter Lichtintensität positiv phototaktisch sein soll. Das Tier bewegt sich dann in der »Richtung« des Lichtstrahls, und wir haben die Frage zu beantworten, wodurch sich dieser Weg physiologisch von allen anderen unterscheidet. Die Antwort ist nicht schwer zu geben: In der Verbindungslinie zwischen Lichtquelle und Tier ist der

Gradient der Lichtintensität am steilsten. Die Änderung der Lichtintensität mit der Bewegung im Raum erreicht auf diesem Wege ein Maximum. Das ist ein Unterschied, der physiologisch wirksam sein kann, denn gerade die zeitliche Änderung der Intensität, die Schwankungsgeschwindigkeit der Reizintensität ist maßgebend für die Größe des Reizerfolges.

Bei ruhender Lichtquelle kann in dem angeführten Falle nur dadurch eine Intensitätsveränderung des Reizes zu stande kommen, dass der Organismus sich im Reizfelde bewegt. Bei völliger Ruhe wäre kein Faktor gegeben, durch den — psychologisch gesprochen — dieser Organismus eine Richtung empfinden könnte. Das ändert sich, sobald mehrere Sinneselemente vorhanden sind, wie das bei Metazoën und Metaphyten stets für die Sinnesorgane der Fall ist, die den Raumsinn vermitteln.

Durch einen Reiz, der in seiner Intensität proportional dem Quadrat der Entfernung von der Reizquelle abnimmt (Licht, diffundierende »Riech«- oder »Schmeckstoffe«), werden mehrere vorhandene Sinneszellen je nach ihrer Lage in verschiedener Intensität getroffen werden, so dass eine Verschiedenheit im gleichzeitigen Erregungszustande die Folge ist.

Wenn der Organismus die Fähigkeit hat, derartige Bewegungen auszuführen, dass das Maximum der Reizintensität auf bestimmte Sinneszellen trifft, so muss er dadurch eine Orientierung gegen die Reizquelle einnehmen.

Im Falle der Euglena war die Bewegung in der Richtung des Lichtstrahls ausgezeichnet durch die rascheste zeitliche Änderung der Lichtintensität. Nehmen wir den einfachsten Fall eines vielzelligen Lichtsinnesorgans, das aus einer Reihe von Lichtsinneszellen besteht, so wird es hier Lagen geben, die durch charakteristische räumliche Verteilungen der Lichtintensität ausgezeichnet sind.

Nehmen wir einen schematisch einfachen Fall, der aber näherungsweise vielfach in der Natur vorkommt.

Ein Wurm habe in gleichmäßigen Abständen auf seinem Vorderende Pigmentbecherocellen von gleicher Größe und gleicher Höhe der Erregbarkeit, die sich also nur durch ihr Lokalzeichen unterscheiden, und er wäre positiv phototaktisch, so würde seiner Einstellung in der Richtung des Lichtreizes eine Verteilung der Lichtintensität entsprechen, die dadurch charakterisiert wäre, dass die Ocellen am Vorderende mit maximaler Intensität erregt würden, die an den Seiten mit rasch abnehmender Intensität, d. h. also die Einstellung auf eine bestimmte »Richtung« würde sich auch hier zurückführen lassen auf eine bestimmte Intensitätsverteilung, und da diese nicht von der zeitlichen Änderung der Lichtintensität abhängig ist, kann auf diesem Wege natürlich auch ein in der Richtung des Lichtstrahls unbeweglicher Organismus durch Drehungen eine bestimmte Orientierung

gegen die »Richtung« des Reizes einnehmen, z. B. ein Laubblatt — besonders bezeichnend sind die bestimmte Intensitätsverteilung, wenn Gruppen besonders reizbarer Zellen vorhanden sind.

Bei einem bewegten vielzelligen Organismus können beide Faktoren zusammenwirken: Steilheit des Gradienten der Reizintensität in der Bewegungsrichtung und Verteilung verschiedener Reizintensitäten auf verschiedene Sinneszellen.

Genau dieselben Signale, wie sie die Lichtreize über die Umgebung gewähren, könnte jede andere Reizqualität geben, wenn sie einen Schluss auf die Richtung der Reizquelle aus der Intensitätsverteilung gestattete. Aber gerade hierzu sind die anderen Reizqualitäten sehr viel weniger geeignet.

Wir wollen zunächst nur die Qualitäten in Betracht ziehen, die auf Distanz durch Vermittlung eines Mediums als Reizüberträger wirken, also Schall und chemische Beschaffenheit.

Töne sind nur in relativ wenig Fällen geeignet zur Orientierung zu dienen, da sie keine sehr verbreitete oder gar allgemeine Eigenschaft der Organismen darstellen, dagegen gehen von allen Organismen und vielen anderen Gegenständen Stoffe an die Umgebung über, deren Verteilung im umgebenden Medium Kunde von deren räumlicher Anordnung geben könnte.

Die große Überlegenheit, die der optische Raumsinn vor allen Raumsinnen hat, die sich auf akustische (Gehör) oder chemische Reize (Geruch, für Wassertiere Geschmack) gründen, liegt darin, dass das Medium, in dem das Licht sich fortpflanzt, der Äther ist, während für die übrigen erwähnten Reize die Luft bezw. das Wasser als Träger dient.

In völlig ruhender Luft (oder Wasser) würde dieser Unterschied des transportierenden Mediums keine Unterlegenheit involvieren, sowie aber, wie es stets der Fall ist, Störungen und Wirbel im Medium bestehen, so wird die Intensitätsverteilung eine derartige, dass nicht mehr aus ihr auf die Richtung geschlossen werden kann, oder dass dieser Schluss, jedenfalls in einem hohen Prozentsatz aller Fälle, falsch wird.

Dieser Vorteil ist nicht der einzige. Der Schluss aus der Intensitätsverteilung auf die Richtung wird noch weiter illusorisch gemacht durch eine Reihe von Eigenschaften in bezug auf Brechung, Beugung und Reflexion, die z. B. für Licht und Schall sich sehr verschieden gestalten.

Für den Schall ist ja allgemein bekannt, wie sehr durch seine Reflexion die Erkennung der »Richtung« erschwert, ja häufig unmöglich gemacht wird.

Für die Ausbreitung des Schalles ist die geringe Entwicklung eines »Schallschattens« sehr bezeichnend. Die Ausbreitung erfolgt um Hindernisse herum und ein Organismus, der nur von akustischen Reizen geleitet,

die Reizquelle aufsucht, erhält kaum Signale über derartige Versperrungen des Weges.

Ähnlich ungünstig für den Schluss von der Intensität auf die Richtung gestaltet sich die Intensitätsverteilung im Raum bei diffundierenden Riech- oder Schmeckstoffen. Auch hier erfolgt die Ausbreitung um jedes Hindernis herum, ein »Schatten« fehlt völlig, so dass in erhöhtem Maße das gilt, was für den Schall gesagt wurde.

Während der Schall von außerordentlich vielen Gegenständen in der Natur regelmäßig zurückgeworfen wird, haben wir wenige biologisch in Betracht kommende Körper, die in bezug auf Licht die analoge Eigenschaft haben, d. h. spiegeln.

Denken wir uns einen Wald, in dem alle Bäume spiegeln, so würde hier das Auge ein sehr schlechter Führer sein, da der Schluss aus der Intensitätsverteilung auf die Richtung der umgebenden Körper sich fortwährend als falsch erweisen würde. Die Erfahrung jedes optischen Irrgartens lehrt das deutlich.

Handelt es sich um Einwirkungen, die nicht durch ein umgebendes Medium, sondern durch Berührung, direkt von den Körpern der Außenwelt auf den Organismus erfolgen, so fallen natürlich diese Vorteile des optischen Raumsinns fort, und wir haben in erster Linie den Tastsinn, der für diese Bedingungen ein sehr guter Raumsinn ist.

Die Unterschiede, die der Tastsinn an Gegenständen der Umwelt erkennbar macht, sind nur physikalische, die sich wesentlich auf Härte und Oberflächenbeschaffenheit beziehen, und dadurch wird das Erfahrungsmaterial des Tastsinns viel ärmlicher, als das des optischen Sinnes.

Bei Benutzung von Kontaktwirkungen zur Orientierung über die Umgebung kann aber der chemische Sinn in hervorragender Weise zur Verwendung kommen.

Der Schluss aus der Intensitätsverteilung im Medium auf die Richtung wird hier ja nicht gemacht, die räumliche Anordnung der einzelnen chemischen Qualitäten wird nicht durch Strömungen oder Wirbel im Medium gestört, sondern die chemische Qualität wird an Ort und Stelle, an den Gegenständen der Umgebung selbst festgestellt.

Ein derartiger Sinn könnte, besonders kombiniert mit dem Tastsinn, eine gewaltige Mannigfaltigkeit von Eindrücken vermitteln, da er außer über die physikalischen, auch über die chemischen Eigenschaften der raumerfüllenden Körper Anhaltspunkte gewährt.

Forel (182) hat es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Ameisen in ihren Tastern ein Organ besitzen, das ihnen durch Kontaktgeruch (oder -geschmack) sehr feine Kenntnis der direkt umgebenden Körper zu vermitteln vermag.

An Feinheit und Naturtreue des Bildes müsste ein derartiger chemischer

Raumsinn alles übertreffen, was in dieser Richtung von einem optischen Raumsinn geleistet werden könnte.

Warum sind trotzdem die auf Kontaktwirkung beruhenden Raumsinne nur in beschränktem Maße verbreitet?

Der Raumsinn hat als kardinale Funktion die Leitung der Bewegungen zu besorgen, hat das Zusammenstoßen mit Hindernissen zu vermeiden.

Bei einem Raumsinn, dessen Daten aus Kontaktwirkungen entnommen sind, muss der Organismus sich schon immer in Berührung mit der Umgebung befinden, wenigstens mit den Tastorganen. Das bedeutet für Tiere, deren Bewegung, absolut betrachtet, langsam, und deren Masse gering ist, keinen Nachteil, denn die schwache erste Berührung mit dem Fremdkörper reicht hin, um durch geeignete Bewegungen ein weiteres Zusammenstoßen zu verhindern.

Je rascher die Bewegung, und je größer die Masse des Tieres ist, desto sorgfältiger muss ein Zusammenstoß mit Hindernissen vermieden werden. Außerdem kommt noch ein wesentliches Moment, die Reaktionsgeschwindigkeit des Organismus in Betracht: beträgt diese z. B. bei einem Säugetiere 0,15 Sekunde, und die Geschwindigkeit, mit der es sich bewegt, 2 m pro Sekunde, so hat innerhalb der Reaktionszeit eine Bewegung um 20 cm gegen das Hindernis stattgefunden, während bei einem Insekt, wenn z. B. die Reaktionszeit 0,003 Sekunden beträgt und die Bewegung 2 cm, nur eine Verschiebung um 0,7 mm (von 70 μ) gegen das Hindernis erfolgt ist.

Außerdem ist die Wucht des Anpralles gleich der lebendigen Kraft $^1/_2\, m\, v^2$, d. h. bei 2 m Geschwindigkeit ist sie, bei gleicher Masse 10000 mal größer, wie bei 2 cm.

Die Bedeutung der absoluten Größe und der, mit dieser in nahem Zusammenhange stehenden absoluten Bewegungsgeschwindigkeit, für die Möglichkeit der Anwendung verschiedener Raumsinne tritt hierdurch deutlich hervor.

4. Verbreitung und Leistung der Lichtsinnorgane.

§ 15. Der Lichtsinn der Organismen ist nur in so weit Gegenstand der vorliegenden Betrachtung, als er an besondere Lichtsinnorgane gebunden ist. Es ist hier also zunächst ein Überblick über die Verbreitung dieser Organe am Platze.

Als obersten Leitsatz können wir feststellen: Lichtsinnorgane kommen nur da vor, wo es sich um die Regulierung von Bewegungen handelt, die der Organismus auszuführen im stande ist. Nicht alle Bewegungen von Organismen finden unter der Kontrolle von Sehorganen statt, aber wo diese Organe überhaupt vorkommen, da giebt es auch immer Bewegungsorgane, die in funktioneller Beziehung zu den Lichtsinnorganen stehen.

So finden wir die einzigen Lichtsinnorgane im Pflanzenreich beim euphotometrischen Laubblatt, das zum Zweck seiner bestimmten Einstellung gegen das Licht eine Reihe von Bewegungen auszuführen hat, die in maßgebender Weise von den Lichtsinnorganen beeinflusst werden (Haberlandt 197).

Die festsitzenden Formen der Tiere entbehren, gleich den Pflanzen, durchaus der Lichtsinnorgane, es sei denn, dass sie in einzelnen Teilen beweglich sind. Diese Teile stehen dann in ihren Bewegungen wieder unter der Kontrolle von Lichtsinnorganen, z. B. bei Sabella, Branchiomma u. s. w., während die große Masse der festsitzenden Coelenteraten: Spongien, Hydroidpolypen, Korallen, und eine Anzahl der festsitzenden Würmer keinerlei Lichtsinnorgane hat.

Bei Muscheln sehen wir dasselbe Prinzip: im allgemeinen keine Sehorgane, dagegen reiche Entwicklung da, wo Bewegungen ausgeführt werden können, z. B. bei Pecten, die wie ein Schmetterling gleichsam durch das Wasser fliegt, indem sie die Schalen wie Flügel bewegt.

Bei den Cirripeden entspricht das rudimentäre Naupliusauge, der einzige Rest eines Sehorgans bei diesen festsitzenden Krebsen, der geringen Bedeutung, die aktive Bewegungen für sie haben.

Unter den Würmern fehlen den Prosopygiern (Bryozoën und Brachiopoden) als festsitzenden Formen die Augen völlig.

Besonders deutlich ist die Beziehung der Ausbildung von Sehorganen zur Bewegungsfähigkeit da, wo einzelne Entwicklungsstadien eines Tieres beweglich, andere festgewachsen sind. So besitzen die Cirripeden im frei beweglichen Cyprisstadium zusammengesetzte Augen, die erst beim Übergang zur festsitzenden Lebensweise verschwinden. Bei den freischwimmenden Ascidienlarven kommen Lichtsinnorgane vor, die den festgewachsenen Zuständen fehlen, denn die Pigmentflecke, die man um die In- und Egestionsöffnung herum z. B. bei Ascidia und Ciona findet, und die vielfach als Augenflecke bezeichnet wurden, sind keine Sinnesorgane, sondern nur Pigmenthaufen (Redikorzew 214).

Können die festsitzenden Tiere keine aktiven Ortsbewegungen ausführen, so sind auch verschiedene freischwimmende Formen in dieser Hinsicht nicht viel besser daran, soweit sie zum Plankton im Sinne Hensen's gehören, d. h. völlig passiv, ohne Rücksicht auf ihre eigenen Bewegungen durch das Wasser getrieben werden, auch sie können ja nicht zweckentsprechende Flucht- oder Angriffsbewegungen ausführen, selbst wenn ihnen ein Sehorgan eine Gefahr oder eine Beute signalisieren würde. So finden wir denn unter den typischen Planktontieren viele blinde Formen: eine große Zahl Medusen, alle Chenophoren und Syphonophoren sind augenlos, blind sind auch die Pteropoden, und unter den planktonischen Copepoden fehlen einer Reihe Centropagiden und Oncaeiden die Augen völlig oder sind doch ganz rudimentär (Pleuromma) (Giesbrecht 172).

Bei den vielen Übergängen, die je nach den äußeren Bedingungen zwischen Plankton und Nekton bestehen, kann es nicht wundernehmen, dass viele Formen, die wir im allgemeinen als planktonische ansprechen, doch Augen haben. Wer einmal beobachtet, wie mancherlei aktive Bewegungen z. B. viele Tiere unseres Süßwasserplanktons (Entomostracen, Rotatorien) ausführen können, wird sich nicht wundern, hier Sehorgane ausgebildet zu finden.

Es ist allerdings bei den blinden planktonischen Tieren noch an ein anderes Moment, als an das der Schwierigkeit aktiver, gerichteter Ortsbewegung, zu denken, das Sehorgane als nutzlos erscheinen lassen kann: die große Menge dieser Tiere ernährt sich nicht durch Jagd auf andere Organismen, wozu Augen nötig wären, sondern nimmt die Nahrung in gelöster Form direkt aus dem unerschöpflichen Reservoir der gelösten organischen Verbindungen des Meeres, und dazu sind natürlich keine Lichtsinnorgane nötig.

Waren bei den aufgezählten Formen die Augen überflüssig, weil es keine aktiven Bewegungen zu regulieren gab, so muss eine weitere Anzahl von Tieren Verzicht auf das Sehen leisten, weil die Orte, an denen sie leben, kein Licht, die Vorbedingung für das Funktionieren von Sehorganen, gewähren.

Einerseits haben wir auch hier, wie bei den bewegungslosen Tieren, ganze Gruppen, die in dunkle Wohnorte sich zurückgezogen und ihre Sehorgane eingebüßt haben, andererseits aber auch einzelne Formen, die nahe verwandt mit sehenden Tieren wesentlich durch den Verlust der Augen von ihnen unterschieden sind, den sie beim Übergang in dunkle Wohnorte erlitten.

Unter die erstere Kategorie gehört die große Menge der Parasiten.

So die augenlosen Distomeen, Dicyemiden und Orthonectiden unter den Trematoden, die sämtlichen Cestoden, die parasitischen Nematoden und Akanthocephalen.

Unter den Arachnoidea ist die Ordnung der parasitischen Pentastomiden (Linguatuliden) und von den Acarinen die Sarcoptiden (Krätzmilben) augenlos, unter den Crustaceen die entwickelten Stadien der parasitischen Copepoden: Lernaeocera, Tracheliastes, Basanistes u. s. w.

Nicht minder groß ist die Zahl der Fälle, wo einzelne Genera, Species oder gar nur Varietäten beim Übergang an veränderte Lebensweise den Lichtsinn verloren.

So steht unter den Crustaceen neben vielen sehenden Formen bei den

Copepoden die blinde Varietät von Cyclops viridis Jurine, die in großen Tiefen der Süßwasserseen lebt, bei

Amphipoden der Brunnenkresbs Niphargus Schiödte, in Höhlengewässern, Bergwerksschächten, Ziehbrunnen, bei Isopoden der Asellus cavaticus Schiödte, die blinde Parallelform der gewöhnlichen Wasserassel.

Bei den Hexapoden liefern die Collembolen die blinden Podurenarten der Karsthöhlen, die Coleopteren den in Ameisenhaufen lebenden Claviger testaceus und gleichfalls mehrere blinde Höhlenformen.

Bei Gastropoden entbehren die parasitischen Genera (Entoconcha u. s. w.) gleichfalls der Sehorgane.

Nicht alle Thatsachen der Verbreitung oder des Fehlens von Sehorganen sind aber unter diesen Gesichtspunkten verständlich: Wir finden Formen, die in völliger Finsternis leben und doch wohlausgebildete Augen haben, und kennen Organismengruppen, die im Hellen leben, aktive Bewegungen in Menge ausführen, und bei denen doch keine Sehorgane bekannt sind.

Da ist zunächst die Ordnung der Polystomeen, parasitischer Würmer, bei denen trotz dieses Parasitismus und trotz dunkler Wohnorte Sehorgane angetroffen werden.

Polystomum integerimum aus der Harnblase des Frosches, Tristomum papillosum aus den Kiemenhöhlen von Xiphias und eine größere Zahl von Kiemenhöhlen-Parasiten der Fische haben Lichtsinnorgane, dagegen fehlen bei dem gleichfalls in Kiemen schmarotzenden Gyrodactylus elegans die Augen völlig.

Das Gegenstück liefern die Schlangensterne (Ophiuriden). Bei ihnen fehlten die Lichtsinnorgane, obgleich diese Tiere vom Littoral an in allen möglichen Meerestiefen leben, nicht zum Plankton gehören und nicht festgewachsen sind.

Scheint ein solches Defizit bei relativ wenig lebhaften, tief stehenden Tieren noch nicht gar so wunderbar, so setzt doch die Erfahrung in höchstes Erstaunen, dass es unter den hochentwickelten lebhaften Ameisen eine Reihe Genera giebt, die völlig, oder fast völlig blind sind.

Die Dorylus-Arten Afrikas, die Aenictus-Arten Asiens und die Eciton-Arten Amerikas sind Beispiele hierfür. Alle die genannten Genera sind Raubameisen, die auf weiten Beutezügen viel verschlungene Wege zurücklegen, in großen Kolonnen marschieren, und wieder zum Neste zurückkehren, ohne dass ein Auge sie hierbei leitet.

Es muss ein hochentwickelter Sinn sein, der es diesen Tieren ermöglicht, ohne die Verwendung des Sinnesgebietes, aus dem die große Masse der Tiere ihre Signale über die Beschaffenheit der Umwelt bezieht, solche Leistungen zu vollbringen.

Wo es sich aber um Regulierung besonders lebhafter und präciser Bewegungen handelt, da spielt wohl auch bei Ameisen das Auge eine wesentliche Rolle. Wenigstens liegt es außerordentlich nahe, die Erfahrung, dass die brasilianische Ameisenart Gigantiops destructor Fab., die von Zweig zu Zweig springt, durch enorm stark entwickelte Augen ausgezeichnet ist (Emery 108), in diesem Sinne zu deuten.

Bei fliegenden Tieren kommt Blindheit, soviel bekannt, überhaupt nicht vor. Die geringe Ausbildung der Augen bei Fledermäusen ist in dieser Hinsicht eine höchst auffällige Thatsache. Vielleicht unterstützt hier irgend ein anderes Sinnesgebiet die Leistungen des mangelhaft entwickelten Sehorgans.

Die Leistungen der Lichtsinnorgane.

§ 16. Wir werden im weiteren Verlauf der Darstellung noch oft die Frage zu erörtern haben: wie wirkt diese oder jene Einrichtung auf das Sehen eines Tieres? und wir werden uns eine ganze Reihe von Vorstellungen über die specielle Art des Funktionierens der einzelnen Sehorgane bilden, auf Grund der anatomisch festgelegten Thatsachen. Vorbedingung zu dieser Art des Erschließens ist aber, dass wir bereits einige generelle Vorstellungen über die Frage mitbringen: was sehen die verschiedenen Tiere?

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass die Bewegungsreaktion der einzige Indikator ist, der uns zeigt, ob Tiere sehen und unter geeigneten Bedingungen was sie sehen. Hier kann also nur die direkte biologische Beobachtung uns die Grundlagen zur Entwicklung der genaueren Vorstellungen über das Sehen der Tiere geben.

Es ist äußerst schwierig, die Grenze der Leistungsfähigkeit eines Sehorgans anzugeben, ja überhaupt zu sagen, ob eine bestimmte Veränderung der Umgebung von einem Tier »gesehen« worden ist.

Aus eigener Erfahrung wissen wir, dass man sehr vielerlei sehen kann, ohne dass irgend eine Bewegung es äußerlich verrät. Bei Registrierung des Pulses oder der Atmung sind allerdings vielerlei Einflüsse zu konstatieren, die der einfachen Beobachtung entgehen, aber zur Entscheidung der Frage, was Tiere sehen, sind derartige Methoden noch nicht verwandt worden.

Am meisten lässt sich noch über den Farbensinn und die Helligkeit verschiedenartigen Lichtes etwas sicheres ermitteln, aber auch hier sind wir auf eine Reihe von Voraussetzungen angewiesen, von deren unkontrollierbarer Richtigkeit es abhängt, ob die Vorstellung, die wir uns durch Interpretation der Versuchsergebnisse machen, zutreffend ist oder nicht.

Den Grad der Helligkeit zu prüfen, den eine bestimmte Lichtart für ein Tier hat, gelingt nur bei solchen, die stets entweder den hellsten oder den dunkelsten Teil ihres Wohnortes aufsuchen. Die Wahl zwischen verschiedenen Paaren von Lichtarten gestattet schließlich die Konstruktion einer Helligkeitsskala für die Tiere.

Am vollkommensten sind derartige Versuche von LUBBOCK (59) für Ameisen und Daphnien angestellt worden.

Die methodologische Möglichkeit, die relative Helligkeit verschiedener Farben für Ameisen vergleichend zu ermitteln, ist in der Eigenschaft dieser Tiere gegeben, dass sie im Nest stets die dunkelste Stelle aufsuchen und hierhin auch ihre Puppen tragen.

Lubbock konnte bei Formica fusca ein Maß für die relative Helligkeit aus der Zahl der Individuen entnehmen, die in einem Nest, das mit verschiedenfarbigen Glasplatten bedeckt war, sich unter den einzelnen Platten sammelten. Die Zusammenfassung seiner Zählungen ergab folgendes: es hatten sich angesammelt unter

Violett	5
Gelb	495
Grün	544
Rot	890.

Violett ist also für die Ameisen die bei weitem hellste Farbe. Sehr viel weniger hell ist Gelb, noch dunkler Grün, und am dunkelsten Rot.

Die zweite Methode, die relative Helligkeit der einzelnen Spektralteile festzustellen, besteht darin, zu ermitteln, unter welche Farbe die Puppen getragen werden. Wiederum ergab sich, dass Violett stets gemieden wird, und dass in 40 Versuchen 16 mal Rot und 19 mal Gelb, dagegen nur 5 mal Grün als Aufenthalt der Puppen gewählt wurde.

Das für uns sichtbare äußerste Violett bildet nicht die Grenze des Spektrum der Ameisen, wie Lubbock durch geistvoll variierte Versuche nachwies:

Hatten die Tiere die Wahl zwischen zwei Abteilungen mit Licht, das für das menschliche Auge gleichmäßig violett erschien, von denen aber die eine (violette Glasplatte) Ultraviolett enthielt, die andere nicht (violette Lösung von Kupferoxydammoniak), so wurde stets der Raum unter der Lösung gewählt. (Unter dem Glase 9 Tiere, unter der Lösung 710.)

Wird andererseits das Nest mit flachen Schalen bedeckt, deren eine Wasser, die andere Schwefelkohlenstoff enthält, der das Ultraviolett sehr vollständig absorbiert, so sammeln sich die Ameisen stets in diesem, für sie viel dunkleren Teil des Nestes, während einem menschlichen Auge beide Teile gleich hell erscheinen.

Dass diese Wirkung der, für uns unsichtbaren, ultravioletten Strahlen durch das Auge vermittelt wird, bewies Forel, indem er zeigte, dass Tiere, denen die Augen mit schwarzem Lack überzogen sind, keine Reaktionen auf Licht irgend welcher Wellenlänge zeigen, obgleich ihre Fähigkeit auf Reize zu reagieren (z. B. auf Temperaturschwankungen oder Luftzug) durch die Lackmaske in keiner Weise leidet.

Hatten die Ameisen die Eigentümlichkeit, stets die dunkelste Stelle ihres Nestes aufzusuchen und dadurch den Reizwert zu verraten, den Licht bestimmter Wellenlänge für sie hat, so sammeln sich die Daphnien bei mittlerer Lichtintensität an der hellsten Stelle ihres Lebensbezirkes, und

gestatten auf diese Weise eine Vergleichung des Wirkungsgrades verschiedenfarbiger Lichter.

Direktes Sonnenlicht darf bei den Versuchen nicht verwendet werden, denn dagegen sind Daphnien negativ phototaktisch, das Optimum der Lichtintensität, dem sie stets zustreben, liegt bei Werten, die im diffusen Tageslicht vorkommen.

Wird ein länglicher Trog, der die Daphnien enthält, mittels eines Spektrums beleuchtet, so sammelt sich die Hauptmenge der Tiere im Grün und Gelb, eine sehr viel kleinere Anzahl in Rot und Blau, nur einzelne in Violett und keine im Dunkeln.

Als Beispiel dienen folgende Zahlen: Es sammelten sich in

Rot	23
Gelb	36
Grün	170
Blau	18
Violett	3
Dunkel	0.

Hierbei ist noch zu bedenken, dass die einzelnen Spektralteile eine verschiedene lineare Ausdehnung haben, z. B. das Grün eine mehr als doppelt so große, wie das Gelb.

Auch bei den Daphnien reicht der Bezirk der optisch wirksamen Strahlen weiter wie beim Menschen. Der Nachweis ist hier nur in Versuchen zu erbringen, in denen den Krebsen die Wahl zwischen Ultraviolett und Dunkelheit gelassen wurde, wo also für das menschliche Auge überhaupt völlige Dunkelheit herrschen würde.

Lubbock teilte das Ultraviolett noch in zwei Abschnitte, den, der direkt auf den sichtbaren Teil des Spektrum folgt, und einen noch stärker ultravioletten, und erhielt beispielsweise folgende Verteilung:

Ultraviolett	105
stärker Ultraviolett	9
Dunkel	6.

Eine schon etwas weniger eindeutige Art nur den Farbensinn der Tiere festzustellen ist die, dass man Tiere zwischen Futterportionen wählen lässt, die nur dadurch unterschieden sind, dass sie auf verschiedenfarbigem Grunde liegen.

Auch hier hat Lubbock eine Reihe vortrefflich durchgeführter Experimente mitgeteilt, bei denen auf verschiedenfarbigen Unterlagen gleicher Größe, deren gegenseitige Lage in den Versuchen verschoben wurden, kleine Honigportionen dem Besuch der Bienen ausgesetzt waren.

Es ergab sich eine Bevorzugung der Portionen auf blauem Grunde, aber wir können nicht sagen, wodurch das Blau die Bienen besonders

stark anlockt, ob es besonders hell oder besonders dunkel für das Bienenauge erscheint, oder ob es eine bestimmte positive Gefühlsbetonung hat (um nach menschlicher Analogie zu reden).

Endlich hat die Blütenbiologie eine Reihe Thatsachen über die Faktoren ermittelt, die die Insekten zum Besuch der Blumen anregen.

Die alte, durch Sprengel, Darwin u. A. befestigte Lehre, dass die Blütenfarben den Reiz abgeben, der die Insekten zum Besuch anlockt, wurde von Plateau in einer Reihe von Arbeiten bestritten.

Der Streit um die Bedeutung der Farben, der sich hierauf entspann, und in dem Forel, Kienitz-Gerloff, Giltay, v. Buttel-Reepen, Detto für die ältere Theorie eintraten, hat die Frage wohl endgültig geklärt.

Bei den Beobachtungen über den Besuch normaler, oder bestimmter Teile (Krone, Antherensäulen u. s. w.) beraubter Blüten muss streng darauf geachtet werden, dass die Bienen, Hummel oder sonstige Insekten, nicht schon auf die blühende Pflanze und auf die Stellen der Blüten »eingeflogen« sind. Hat eine Biene erst mehrfach eine Blüte besucht, so kann sie den Weg zurückfinden, auch wenn vielerlei äußere Merkmale, die sie beim ersten Anfluge leiteten, in Wegfall gekommen sind. Am besten wird der Fehler vermieden, wenn die blühenden Pflanzen zu dem Versuch an eine Stelle gebracht werden, die vorher nicht von Bienen besucht wurde.

Versuche, die unter Vermeidung dieser Fehlerquelle angestellt wurden, haben wieder aufs deutlichste gezeigt, wie maßgebend die Farben der Blüten für den Insektenbesuch sind, z. B. fand Giltay (196), dass unter ganz gleichen Bedingungen entkronte und intakte Blüten von Klatschrosen (Papaver rhoeas) im Verhältnis von 10 : 134 besucht wurden, und Detto (208) konnte es durch eine Reihe sinnreicher Versuche höchst wahrscheinlich machen, dass nicht nur die Orientierung im Anflug eine rein optische ist, sondern auch z. B. das Auffinden der Nektarien innerhalb der Blüte von Althaea rosea mit Hilfe der Augen erfolgt.

Alle diese Daten beziehen sich fast ausschließlich auf Insekten, und geben kein Bild von dem Unterscheidungsvermögen für Formen und Bewegungen. Experimente mangeln hier völlig und nur wenige biologische Beobachtungen lehren einige Thatsachen.

Dass bei manchen Fischen die Unterscheidung der Formen sehr schlecht sein muss, lehrt die Beobachtung, dass sie auf ziemlich jeden Gegenstand, den man ins Wasser hält, zunächst einmal anbeißen. Dass bewegte Gegenstände dieses Zuschnappen leichter auslösen als ruhende, zeigt die Bedeutung der Bewegung für die Wahrnehmung.

Das scharfe Auge des Raubvogels ist sprichwörtlich, und seit wir mit immer größerer Sicherheit erfahren, dass das fabelhafte Orientierungsvermögen der Brieftaube auf rein optischer Orientierung beruht, werden wir auch hier hohe Leistungen anerkennen müssen.

B. Specieller Teil.

I. Die Teile der Lichtsinnorgane.

a) Die nervösen Apparate der Lichtsinnorgane.

1. Die Lichtsinnzellen.

Physiologische Charakteristik der Lichtsinnzelle.

§ 17. Die Sinneszelle ist in ihren Lebenserscheinungen dadurch charakterisiert, dass eine Partiarfunktion: die Reaktionsfähigkeit gegenüber einer bestimmten Reizqualität, in unserem Falle dem Lichtreiz, auf Kosten aller anderen Funktionen außerordentlich entwickelt ist. Diese für die Sinneszelle specifische Fähigkeit ist aber durchaus nicht der alleinige Ausdruck ihrer Bethätigung als lebendiges System. Alle allgemeinen Eigenschaften der lebendigen Substanz besitzt auch die Sinneszelle ebensogut, wie irgend eine andere Zelle, möge sie auch so wenig differenziert sein, wie etwa eine Amöbe.

Es treten nur nicht alle allgemeinen Lebenserscheinungen ebenso handgreiflich an der Sinneszelle in die Erscheinung, wie die Reizbarkeit für eine bestimmte Qualität, die hier das Bild der Lebensäußerungen beherrscht.

Über die Ernährung der Lichtsinnzellen können wir nichts specielles sagen, überall sind die generellen Bedingungen der Zufuhr von Nahrungsstoffen durch die Körpersäfte derart, dass sie den Bedarf unter normalen Bedingungen decken, nur bei besonders starker funktioneller Inanspruchnahme können wir Stoffverbrauch auch in den Sinneszellen nachweisen.

Ob alle die mancherlei Veränderungen, die die Färbbarkeit (sowie Form und Volumen) der Sehzellenkerne unter der Wirkung länger dauernder Belichtung erfahren sollen, wirklich auf Lichtwirkung zurückzuführen sind, mag dahinstehen. Für die Kenntnis des thatsächlichen sei auf Garten's (227) Darstellung dieser Verhältnisse verwiesen. Jedenfalls haben eine Reihe von Untersuchungen, die besonders von Pergens begonnen und in gründlichster Weise jüngst von Garten nachgeprüft sind, ergeben, dass bei Verwendung von Methylgrün, Thionin und ähnlichen Farbstoffen eine deutliche Differenz in der Färbbarkeit der Kerne hervortritt, in der Weise, dass in den Hellaugen die Färbbarkeit stets eine geringere ist, d. h. dass der Chromatingehalt der Kerne im Licht abnimmt.

Es ist wohl etwas zu weit gegangen, wenn Pergens auf Grund dieser Befunde von einem, seiner Größe nach abschätzbaren »Nucleinverbrauch«

spricht, und Differenzen in dem Umfange dieses Verbrauchs bei Verwendung verschiedenfarbigen Lichtes feststellen zu können glaubt, jedenfalls zeigen uns diese Untersuchungen deutlich, wie bei starker Beanspruchung der Grundumsatz (Ruheumsatz) der Lichtsinneszellen einen so bedeutenden Leistungszuwachs erfährt, dass es zu nachweisbarem Stoffverbrauch kommt.

Deutlich nachgewiesen sind nach Garten (227) diese Unterschiede der Färbbarkeit bei Fischen (Abramis und Leuciscus), Amphibien (Rana und Salamandra maculata), Vögeln, besonders bei der Eule und Säugetieren (Cercopithecus und Macacus).

Von den Produkten, die im Betriebsstoffwechsel der Lichtsinnzellen entstehen, ist nur eine Gruppe etwas näher bekannt: die der lichtempfindlichen Farbstoffe, der Sehpurpurarten.

Dass Produkte, wie sie allgemein im Stoffwechsel der lebendigen Substanz entstehen, auch bei der Thätigkeit der Sinneselemente auftreten, ist von vornherein sehr wahrscheinlich, und wenn auch der Nachweis derartiger Produkte an den ganzen Netzhäuten von Wirbeltieren nicht den direkten Beweis dafür liefert, dass auch das Sehepithel an ihrer Entstehung beteiligt ist, so wird man dies doch für höchst wahrscheinlich ansehen dürfen.

Es ist bisher nur die Bildung saurer Stoffwechselprodukte durch die Retina nachgewiesen, die im stande sind, Phenolphthalein zu entfärben. Die isolierte Froschretina entfärbt bei Belichtung binnen weniger Minuten eine rotviolette Lösung von Phenolphthalein (0,3 ccm auf eine Retina), während die Kontrollpräparate im Dunkeln erst nach viel längerer Zeit die Entfärbung zeigen (Dittler 223). Werden die ganzen Tiere im Licht oder Dunkeln gehalten und alsdann die Reaktion der herausgenommenen Netzhäute geprüft, so reagieren die Hellnetzhäute nur spurweise sauerer als die Dunkelretinae. Es werden also im Stoffwechsel der Retina dauernd saure Reaktionsprodukte gebildet. Im Licht nimmt die Menge, die in der Zeiteinheit entsteht, zu. Im Körper kommt es kaum zur Anhäufung dieser Produkte in der Retina, die Stoffe werden offenbar durch andere Gewebe zerstört. Die isolierte Retina ist dagegen nicht fähig, sie zu zerstören, und so kommt es zu Anhäufung der Säure.

Zu den specifischen Produkten der Lichtsinnzellen müssen »Sehsubstanzen« (Kühne und Steiner) gehören, d. h. Substanzen, die unter der Einwirkung des Lichtes Zustandsänderungen erfahren, Veränderungen, die durch das Nervensystem weitergeleitet und verarbeitet, subjektiv beim Menschen zur Lichtempfindung führen, während objektiv eine Reaktionsbewegung den Erfolg darstellt.

Da wir die chemischen Veränderungen der Lichtsinnzellen bei ihrer Thätigkeit noch nicht zu verfolgen im stande sind, so können solche

»Sehsubstanzen« und ihre Veränderungen uns nur dann bekannt werden, wenn sie physikalisch (optisch) besonders charakterisiert, wenn sie gefärbt sind.

Es lag daher nahe zu glauben, man habe eine solche Substanz gefunden, als die Existenz eines durch Licht zersetzbaren Farbstoffes in den Stäbchen-Außengliedern der Wirbeltierretina bekannt wurde (Boll 25, Kühne 27, 28). Der »Sehpurpur«, wie dieser Farbstoff in etwas anspruchsvoller Weise genannt wird, ist weit verbreitet im Tierreich.

Unter den Plathelminthen ist er bei zwei Formen bekannt, bei Planaria torva und Polystomum integerimum (Hesse 136), besonders deutlich bei letzterer Species, die im Dunkeln (der Harnblase des Frosches) lebt.

Bei Planaria ist das Sehrot auf eine proximale Zone des Zellkörpers beschränkt, den Stiftchensaum, in dem wir den Lichttransformator zu sehen haben (s. u.).

Unter den Cephalopoden war die Rotfärbung der Netzhautstäbchen sehr ausgesprochen bei Loligo, deutlich bei Sepia, schwach oder gar nicht feststellbar bei Eledone und Octopus (Hess 191).

Bei den Wirbeltieren ist seine Anwesenheit in allen Klassen festgestellt, allerdings in recht verschiedener Ausdehnung.

Die Cyclostomen [Objekt: Petromyzon fluviatilis] zeigen eine auffallend schwache Purpurfärbung, das Aussehen der Retina ist gesprenkelt, so dass man auf die Existenz purpurfreier Elemente schließen darf (Ewald und Kühne).

Bei den Fischen hat der Sehpurpur einen mehr nach dem Violett gelegenen Farbenton (Kühne und Sewall 46), und das Maximum der Absorption liegt dementsprechend bei 540 $\mu\mu$ Wellenlänge, während für Amphibien, Vögel und Säugetiere in gleicher Weise das Maximum bei 500 $\mu\mu$ d. h. im Blaugrün liegt (Köttgen und Abelsdorff 130).

Unter dem Einfluss des Lichtes bleicht der Sehpurpur in der isolierten Retina rasch, ohne dass hierbei, wie man früher annahm (Ewald und Kühne 101), ein gefärbtes Zersetzungsprodukt, das »Sehgelb« auftritt, die Farbe verblasst vielmehr einfach (Köttgen und Abelsdorff 130, Nagel und Piper 211).

Die Zeit, welche die Purpurbleiche in Anspruch nimmt, ist bei den Fischen viel kürzer, wie z. B. beim Frosch. Um vom Rot bis zu einem ganz blassen Gelb abzublassen, braucht der Sehpurpur des Frosches wenigstens zehnmal mehr Zeit, als jener der Fische (Kühne und Sewall 108).

Die Frage, ob der Sehpurpur zu der Funktion der Stäbchen, in denen er ausschließlich gefunden wird, in direkter kausaler Beziehung steht, ob er also wirklich eine »Sehsubstanz« ist, muss entschieden verneint werden. Es spricht die Beobachtung von Kühne, wonach Frösche mit völlig gebleichter

Retina doch noch sehen können, deutlich gegen eine primäre Beteiligung des Sehrots beim Sehakt.

Die Zersetzung und Neubildung des Sehpurpurs sind in ziemlich weiten Grenzen unabhängig von dem Fortbestande der Lebensvorgänge. In der mit 4 % Alaun gehärteten Retina bleicht das Stäbchenrot wie in der lebenden Netzhaut und die abgetötete Retina besitzt auch in geringem Grade noch die Fähigkeit der »Autoregeneration« (Ewald und Kühne).

Bei Cephalopoden erfolgt die Purpurbleiche an einer stundenlang mit 4 %iger Formollösung behandelten Retina ebenso, wie am überlebenden Auge (Hess 136).

Auch das Verhalten der Netzhautströme an der purpurnen und gebleichten Retina spricht gegen eine wesentliche Bedeutung des Stäbchenrots beim Sehakt (s. unten Holmgren 45).

Der Sehpurpur ist interessant als ein eigentümliches Produkt des Stoffwechsels vieler Lichtsinnzellen, und seine funktionelle Bedeutung können wir verstehen nach dem Schema der Wirkungsweise der sogenannten »Sensibilatoren«, die in der photographischen Technik verwandt werden, um die Empfindlichkeit der Platten zu erhöhen.

Dass dem Sehpurpur eine derartige Funktion zukommt, dafür sprechen die Erfahrungen über die Aktionsströme purpurhaltiger und gebleichter Netzhäute, indem bei letzteren die Ströme viel schwächer ausfallen.

Dass die starke Steigerung der Erregbarkeit der Stäbchen in der Dämmerung auf dem Auftreten des Sehpurpurs beruht, dafür spricht mit höchster Wahrscheinlichkeit die vollständige Übereinstimmung der Dämmerungswerte der Netzhaut mit der Energieabsorption durch den Sehpurpur in den verschiedenen Spektralbezirken (Piper 212).

Eine weitere Gruppe von Stoffwechselprozessen haben wir in der Sekretionsthätigkeit einer ganzen Reihe von Sehzellen vor uns.

Bei Mollusken (Arca noae) und Würmern (Branchiomma, Sabella) kommt es vielfach vor, dass die Sehzellen auch Teile des lichtbrechenden Apparates, linsenartige Körper, abscheiden, wie sie sonst gewöhnlich von indifferenten Begleitzellen abgeschieden werden. Bei den segmentalen Lichtsinnorganen des Palolowurmes (Eunice viridis) fehlen gleichfalls indifferente Zwischenzellen zwischen den Lichtsinnzellen, so dass man zu der Annahme gezwungen ist, dass hier die specifischen Sinneszellen die Abscheidung der Cuticula übernommen haben, die im Gebiete des segmentalen Lichtsinnorganes etwas gegen die übrige Körpercuticula verdickt ist.

Ja selbst bei den Arthropoden scheint noch eine ausgedehnte sekretorische Fähigkeit der Sehzellen möglich zu sein. Hesse (179) beobachtete in den Stirnaugen einiger Libellen (Agrion, Aeschna), dass die eine Reihe der Sehzellen unmittelbar der Hinterfläche der Cornealinse anliegt, da wo sonst die corneagenen Zellen liegen, so dass der Schluss unabweisbar erscheint, dass

diese Zellen, deren Natur als Lichtsinnzellen durch den Besitz eines Rhabdom und die Verlängerung in eine Nervenfaser sicher gestellt ist, die Fähigkeit besitzen, die Cornealinse als geformtes Sekret zu bilden. Alle diese Beispiele sollen nur zeigen, dass alle allgemeinen Lebenserscheinungen auch an den hochspecialisierten Lichtsinnzellen vorhanden sind, dass wir vollwertige lebendige Gebilde in ihnen vor uns haben, keine physikalischen Apparate, Bolometer oder dergl.

Eine recht auffällige, aber in ihrer Bedeutung völlig unklare Eigenschaft der Sehelemente ist ihre Fähigkeit Bewegungen auszuführen.

Am auffälligsten tritt sie an den Innengliedern der Zapfen hervor, an denen in wenigen Minuten im Licht Verkürzungen, im Dunkeln Streckungen erfolgen (van Genderen Stort).

Die Längenunterschiede der Innenglieder in Licht- und Dunkelstellung sind oft sehr erheblich. Bei Abramis brama z. B. misst das Innenglied im Dunkeln 50 μ, im Licht nur 5 μ. Bei der Taube beträgt die Verkürzung infolge des Lichtreizes noch nicht die Hälfte der Länge im Dunkeln.

Von den drei Arten Zapfen der Froschretina (s. unten) verkürzen sie zwei sehr erheblich, relativ sogar noch mehr wie bei Abramis, eine Art, die durch den Mangel eines stark lichtbrechenden Kügelchens im Innengliede ausgezeichnet ist, verkürzt sich nicht, was insofern Beachtung verdient, als auch den kaum oder gar nicht kontraktilen Schildkrötenzapfen das Kügelchen im Innengliede fehlt (Engelmann 61).

Sehr geringfügig sind die Zapfenkontraktionen in Augen, denen die Stäbchen ganz oder fast ganz fehlen, so bei Tropidonotus und Testudo graeca (Engelmann 109), bei Eidechsen und im Chamäleonauge (S. Garten).

Eine nur geringe, aber deutlich nachweisbare Zapfenkontraktion fand Garten (227) bei Affen (Cercopithecus, Macacus).

Da es hier nur darauf ankommt, die Fähigkeit Bewegungen auszuführen für die Sehelemente aufzuzeigen, mögen diese Bemerkungen über die Zapfen genügen, an den Stäbchen sind die Bewegungserscheinungen viel weniger auffällig und bestehen in einer Verlängerung unter der Einwirkung des Lichtes, die für Tagvögel (Taube, Huhn, Krähe) und Fische (Aal, Weißfisch, Bley, Hecht) belegt ist (van Genderen Stort, Garten).

Die Produktion von Energie durch die Lichtsinnzellen kommt außer in ihren Bewegungen noch darin zum Ausdruck, dass sie der Sitz elektromotorischer Kräfte sind. Die Netzhautströme, deren Existenz für einige Wirbellose (Krebs, Hummer, Eledone) und viele Wirbeltiere nachgewiesen ist, geben uns ein Mittel in die Hand, sehr feine Umsetzungen, die unter der Wirkung des Lichtes in den Sehelementen vor sich gehen, zu verfolgen.

Die älteren Untersuchungen (Holmgren 45) hatten gelehrt, dass am Bulbus bei Belichtung Schwankungen des elektrischen Stromes auftreten,

die bei Verdunkelung schwinden, die direkte Ableitung von der Retina zeigten, dass der Grund dieser Schwankungen im rezipierenden Organ selbst, in der Retina zu suchen sei. Jede hinreichend intensive und plötzliche Schwankung in der Beleuchtungsintensität hat eine komplizierte Schwankung des Retinastromes zur Folge, die in ihrem Ablauf unabhängig von dem Gehalt der Retina an Sehpurpur ist, nur ist die Schwankung an der ungebleichten Netzhaut bei gleicher Reizintensität bedeutender, als an der gebleichten (Kühne und Steiner 90).

Der Typus dieser Stromschwankungen ist, wie vergleichende Untersuchungen unter möglichst günstigen physiologischen Bedingungen gezeigt haben, in allen Wirbeltierklassen prinzipiell derselbe (Brücke u. Garten 222).

Die Wirkung besteht im typischen Falle aus einer negativen Schwankung, die rasch auf die Belichtung erfolgt (negative Vorschwankung) und bald in eine kräftigere positive Schwankung (positive Eintrittsschwankung) übergeht. Während der Belichtung bleibt der Strom stärker als er im Dunkeln war (Dauerwirkung). Nach der Verdunkelung erfolgt noch eine positive Schwankung (Verdunkelungsschwankung).

Eine Interpretation dieser einzelnen Phasen ist nicht möglich.

Die Latenzzeit, deren Größe zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_5$ Sekunde schwankt, und damit viel größer ist, wie wir sie bei nervösen Elementen finden, deutet darauf hin, dass die Sehzellen selbst der Sitz dieser elektromotorischen Kräfte sind.

Das zeigen auch die Erfahrungen an der Cephalopodenretina (Beck 151, Piper 204), die ja nur das Sinnesepithel, keine ableitenden Neurone enthält, und Ströme vom gleichen Charakter liefert.

Methodisch wichtig ist die Kenntnis der Retinaströme deshalb, weil sie einen objektiven Ausdruck für die Thätigkeit der Sinneselemente gewähren, die sich durch sie sogar quantitativ präcisieren lässt.

Die Größe der elektromotorischen Wirksamkeit ist für uns ein objektives Maß für die Intensität einer Reizwirkung.

So ist es möglich, die Reizwerte der einzelnen Spektralteile zu vergleichen, und es ergeben sich dabei eine Reihe interessanter Daten.

Bei den Säugetieren zeigen Hund und Katze stets (sowohl bei Hellwie bei Dunkeladaptation) eine Verteilung der Reizwerte im Spektrum, die den Dämmerungswerten der menschlichen Netzhaut und wie diese der Kurve der Energieabsorption des Sehpurpurs entspricht. Bei Kaninchen liegt für das dunkel adaptierte Auge das Maximum der Wirksamkeit wie bei den anderen Säugetieren bei 540 $\mu\mu$ (im Grün), im helladaptierten Auge dagegen bei etwa 570 $\mu\mu$ (im Gelb), also mehr nach der Gegend verschoben, in der die Strahlen für das helladaptierte Menschenauge ihre maximale Wirksamkeit haben (Piper).

Bei den Nachtvögeln mit Stäbchen-Netzhäuten (Schleiereule, Waldkauz, Sumpfohreule) liegt das Maximum der Wirksamkeit wieder bei ca. 540 $\mu\mu$,

für die Tagvögel mit Zapfen-Netzhäuten (Mäusebussard, Haushuhn, Taube) bei etwa 600 $\mu\mu$ (im Orange).

Am meisten nach dem kurzwelligen Teil des Spektrums verschoben ist das Maximum der elektromotorischen Wirksamkeit des Lichts bei Eledone moschata, wo es bei 500 $\mu\mu$, also im Blaugrün liegt (Piper 204), das wohl mit dem Lichte zusammenhängt, dem Eledone unter natürlichen Bedingungen ausgesetzt ist.

Von allgemeinem, psycho-physiologischem Interesse ist die Kenntnis des Verhältnisses von Reizintensität und Reizwirkung, und auch hierfür bieten die Retinaströme Anhaltspunkte.

Die älteren Untersuchungen von Dewar und M'Kendrick (21) ergaben, dass bei einer Steigerung der Reizintensität von 1 auf 100 die Größe der Stromschwankung von 1 auf 3 bis 6 wuchs. Neuere Untersuchungen (de Haas 1903) zeigen, dass bei höheren Lichtintensitäten die Zunahme de Stromschwankung dem Weber-Fechner'schen Gesetz folgt, d. h. dass die Ausschläge den Logarithmen des Reizzuwachses entsprechen, für geringe Intensitäten aber scheint diese einfache Beziehung nicht zu gelten.

Immerhin zeigen die Untersuchungen, dass die Reizwirkungen auch hier nicht den Reizintensitäten einfach proportional sind, sondern dass die Beziehung zwischen beiden Größen im Sinne des Weber'schen Gesetzes, wenn auch vielleicht nicht ganz nach den theoretisch zu postulierenden Zahlenwerten erfolgt. Dies Resultat ist insofern befriedigend, weil ja ein ähnliches Verhalten gegenüber verschiedenartigsten Reizen bei allen möglichen Formen der lebendigen Substanz konstatiert ist (Pfeffer) und die Vermutung nahe liegt, dass es sich hier um ein allgemeines Gesetz des Verhältnisses von Reiz und Reizwirkung handelt.

Noch weniger wie vom Betriebsstoffwechsel wissen wir vom Baustoffwechsel der Lichtsinnzellen, wie er z. B. in den Vorgängen der Zellteilung zum Ausdruck kommt. Bei den Wirbeltieren verlieren die Sehelemente schon in relativ jungen Entwicklungsstadien die Fähigkeit sich zu teilen, aber dieser Verlust gehört nicht notwendig zu den Eigenschaften einer Lichtsinnzelle.

Es findet sich eine interessante Angabe über die Teilungsfähigkeit der Sehzellen bei Polycladen. Lang (60) berichtet, dass bei den jungen Polycladenlarven nach ihrem Ausschwärmen keine Neubildung von Lichtsinnorganen aus dem Körperepithel mehr erfolgt, dass aber trotzdem die Zahl der Lichtsinnorgane dauernd zunimmt.

Man kann häufig direkt beobachten, wie die Lichtsinnorgane sich teilen. Diese Fähigkeit ist nicht einmal auf bestimmte Zeiten des Larvenlebens beschränkt, sondern während des ganzen Lebens werden »Augen« neugebildet. Eine Maximalzahl konnte Lang für die Polycladen ebensowenig finden, wie es ihm möglich war, eine obere Grenze der Körpergröße an-

zugeben. Die Beobachtungen in betreff der Teilungsfähigkeit der Sehzellen beziehen sich auf Leptoplaniden und auf die Müller'schen Larven von Thysanozoon und Yungia.

Ob bei Asterias rubens die Vermehrung der Augen während des Lebens durch Umbildung indifferenter Bildungszellen in Lichtsinnzellen oder durch Teilung der letzteren hervorgeht ist ungewiss. Die Zahl der Augen beträgt jedenfalls beim Erwachsenen ca. 100, bei jüngeren 40—50 (Ludwig und Hamann 156).

§ 18. Wir bezeichnen Zellen als Lichtsinnzellen, wenn der Nachweis erbracht ist, dass sie:

1. mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, also Sinneszellen sind, und

2. entweder durch ihre Lage in Organen, die man mit Sicherheit als Lichtsinnorgane ansprechen darf, als Zellen des Lichtsinnes indentifiziert werden können, oder in ihrer Verteilung im Körper übereinstimmen mit der experimentell ermittelten Höhe der Lichtreizbarkeit, oder endlich so gelagert sind, dass aus topographischen Gründen nur die strahlende Energie als adäquater Reiz für sie in Betracht kommen könnte.

Solche Lichtsinnzellen sind nun morphologisch durchaus nicht einheitlich charakterisiert. Zwar kennen wir eine Reihe von Einrichtungen, durch die sich Lichtsinnzellen morphologisch von anderen Sinneszellen und überhaupt anderen Zellen unterscheiden, aber es ist durchaus nicht angängig in diesen formalen Merkmalen, die für sie charakteristisch, d. h. diagnostisch bezeichnend sind, das für eine Lichtsinnzelle Wesentliche zu erblicken.

Die Berechtigung hierzu wäre erst dann gegeben, wenn die nachweisbare specifische Einrichtung in direkte causale Beziehung zu dem Vorgange der Umsetzung des Lichtreizes in Erregung lebendiger Substanz gebracht werden könnte. Solange wir über den Mechanismus dieses Vorganges noch gar keine näheren Vorstellungen haben, ist es daher gar nicht möglich zu sagen, dass diese oder jene Einrichtung die Umsetzung des Lichtreizes in Nervenerregung bewirkt.

Der Nachweis formaler Eigentümlichkeiten der Lichtsinnzelle sagt uns nur das eine, dass die specialisierte Funktion hier Specialisierungen im Bau zur Folge gehabt hat. Ob aber diese baulichen Eigenheiten direkt mit der Umwandlung des Lichtreizes in causaler Verknüpfung stehen oder nur auf weiten Umwegen, darüber sagt uns das histologische Bild nichts. Ob eine nachgewiesene Struktur einen Transformator der Lichtenergie, eine Bahn erleichterter Erregungsleitung, eine passive Stütze besonders dünnflüssig lebendiger Substanz oder noch irgend etwas anderes darstellt, darüber kann die Histologie uns nie unterrichten. Ihre Ergebnisse sind

trotzdem von hohem Wert für die Organologie der Sehorgane schon dadurch, dass sie uns zeigen, unter wie vielen verschiedenen Bildern der eine Vorgang uns entgegentreten kann, der alle Lichtsinnzellen charakterisiert und das Gemeinsame sowohl wie das Wesentliche für sie darstellt: die abnorm hohe Erregbarkeit für strahlende Energie bestimmter Wellenlängen.

Eine Diskussion der Anschauungen, die über die Bedeutung der verschiedenen histologisch nachweisbaren Einrichtungen laut geworden sind, kann erst erfolgen nach Darstellung der Haupttypen der Lichtsinnzellen.

Wenn man den Thatsachen keine Gewalt anthun will, so ist es nötig, mindestens drei große Haupttypen zu unterscheiden und ihnen noch eine vierte Gruppe hinzuzufügen, die jene Lichtsinnzellen enthält, deren zwanglose Einordnung in eine der großen Typen nicht möglich ist. Wir unterscheiden dann

1. Lichtsinnzellen mit Stiftchensäumen.
2. Lichtsinnzellen mit Stäbchen.
3. Lichtsinnzellen mit Phaosomen.
4. Lichtsinnzellen verschiedener Bauart
   a) ohne besondere Merkmale.
   b) Spadella.
   c) Eunice.
   d) Drepanophorus — »faserförmige Sehzellen«.
   e) Zellen der Nebenretina von Vespa crabro.

1. Lichtsinnzellen mit Stiftchensaum.

§ 19. Einer der verbreitetsten Typen unter den Lichtsinnzellen der Wirbellosen ist die »Stiftchensaum«-Zelle (Hesse 184). Ihr Charakteristicum besteht in dem Besitz einer Schicht (auf dem Schnitt erscheint sie als Saum), die aus feinen Fäserchen (den Stiftchen Hesse's) zusammengesetzt ist.

Die Zahl und Anordnung der Stiftchen, ihre Größe und ihr feinerer Bau, ihre Verbindung mit den tieferen Teilen der Zelle unterliegen großen Schwankungen, so dass zur Demonstration dieses Typus eine Reihe von Lichtsinnzellen verwandt werden müssen.

Was die Verbreitung der Stiftchensäume anlangt, so sind sie nachgewiesen bei einer Reihe Plathelminthen, bei Nemertinen, Mollusken, Echinodermen, Anneliden, bei Arthropoden in großer Verbreitung in allen Klassen und bei Amphioxus. Wenn man noch die Plättchensätze der Heteropoden und die Stiftchensaumvacuolen der Hirudineen hinzunimmt (s. unten), Bildungen, die wohl auch hierher gehören, so hat man eine ungefähre Vorstellung der weiten Verbreitung der Stiftchensäume.

Demgegenüber ist es aber wichtig darauf hinzuweisen, dass in mehreren der aufgezählten systematischen Abteilungen sich Species, Genera oder

auch größere Gruppen finden, bei denen bei gleich sorgfältiger Untersuchung mit gleichen Methoden keine Stiftchensäume nachweisbar waren. So gelang der Nachweis nicht bei Planaria vitta, während die übrigen Planarien ihn so deutlich zeigten.

Waren die Tricladen alle mit Stiftchensaumzellen ausgerüstet, so ist bis jetzt bei Polycladen noch nie ein solcher gefunden.

Unter den Nemertinen fehlen die Stiftchensäume bei Eupolia delineata Hubr. und auch die eigentümlichen faserförmigen Sehzellen von Drepanophorus (s. unten) haben nichts, was man mit einem Stiftchensaum vergleichen könnte.

Unter den Arthropoden fügen sich die Sehzellen der Nebenretina von Vespa crabro dem Schema nicht (s. unten), und um bei Macroglossa in der Längsstreifung des Rhabdoms einen Stiftchensaum zu erblicken, dazu bedarf es schon einer recht künstlichen Interpretation des thatsächlichen Befundes.

Endlich werden bei dem Rhabdom der Phalangiden (Purcell 122) kaum Zweifel daran zu vermeiden sein, ob hier das Schema des Stiftchensaumes Anwendung finden darf (s. unten).

a) Größe und Bau der Stiftchen.

Der Stiftchensaum kann derart entwickelt sein, dass die Zelle fast das Aussehen einer Flimmerzelle gewinnt. Das Niveau des Zellkörpers über-

Fig. 1.



Lichtsinnzellen von Helix pomatia. Nach Hesse. Vergr. 700 fach.
nf Nervenfaser; *r* Radicula.

Fig. 2.



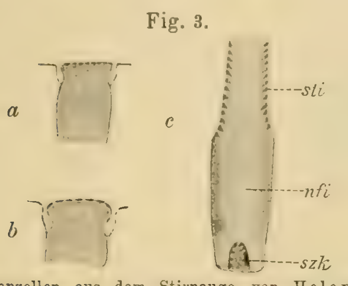
Distaler Teil einer Lichtsinnzelle von Helix pomatia. Nach Hesse. Vergr. 700 fach.

ragend bilden die langen feinen Stäbchen einen breiten Saum. Als Beispiel mag eine Lichtsinnzelle von Helix pomatia dienen. Hier scheint eine feine Zwischen- oder Kittsubstanz die einzelnen Stiftchen des Saumes zu verbinden (Fig. 1 u. 2).

Das gerade Gegenstück dazu bilden die Lichtsinnzellen von Helophilus (Syrphide Fig. 3). An ihnen sind die Stiftchensäume so niedrig, dass es überhaupt schwer hält, sie als solche zu erkennen (Fig. 3). Auf dem Längs-

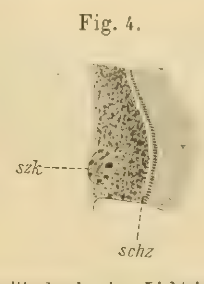
wie Querschnitt des distalen Teiles der Zelle erkennt man kleine Plättchen, die die ganze Oberfläche dieses cylindrisch geformten Abschnittes der Zelle bedecken. Von jedem derartigen Plättchen zieht ins Innere des Zellkörpers ein matter gefärbter, spitz zulaufender Streifen, in Wirklichkeit also eine Pyramide, deren Spitze in proximaler Richtung umge-

Fig. 3.



Lichtsinnzellen aus dem Stirnauge von Helophilus spec. Nach Hesse. Vergr. 900 fach.
a und *b* aus dem rostralen, *c* aus dem kaudalen Teil des Auges; *sti* Stiftchensaum; *nfi* Neurofibrillen; *szk* Kern der Sehzelle.

Fig. 4.

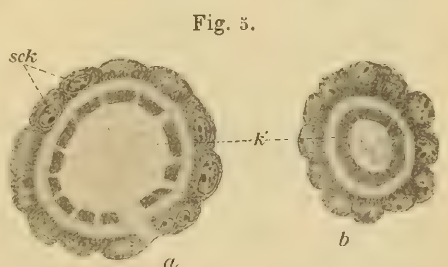


Längsschnitt durch eine Lichtsinnzelle von Lithobius forficatus. Nach Hesse Vergr. 900 fach.
(Distal gelegene Zelle.) *szk* Kern der Sehzelle; *schz* Schaltzone.

bogen ist. Im Innern der Zelle sieht man längsverlaufende Fibrillen. Der Kern liegt weit proximal, nahe der Stelle, wo die Zelle in die Nervenfaser übergeht (Hesse 179). Die Plättchen erweisen sich als »Stiftchensäume« von großer Feinheit, die einzelnen Stiftchen sind nur schwer getrennt darzustellen.

Die Stiftchen des Saumes können noch Verschiedenheiten in der Färbbarkeit der einzelnen Abschnitte aufweisen, als Ausdruck von Unterschieden ihrer physikalischen oder (und) chemischen Beschaffenheit. — So unterscheidet man bei Drepanophorus spectabilis (Hesse 136) »innere« und »äußere« Stiftchen, d. h. die inneren Teile der Stiftchen sind dicker und dunkler gefärbt, auch kürzer als die äußeren, die lang, pinselartig über die Zelloberfläche herausragen. Ähnliches scheint u. a. bei Amphioxus (Hesse 143) vorzuliegen, wo sich die Stiftchen auch in je ein helles Fäserchen verlängern, also auch aus zwei Teilen bestehen. Noch eine Reihe von Bildungen kann der Stiftchensaum zeigen; so bei Heteropoden und vielen Arthropoden Basalknöpfchen (Fig. 4). Zwischen diese Basalknöpfchen und den Zellleib schiebt sich häufig eine Zone ein, die Hesse (165) als »Schaltzone« bezeichnet und die durch feine

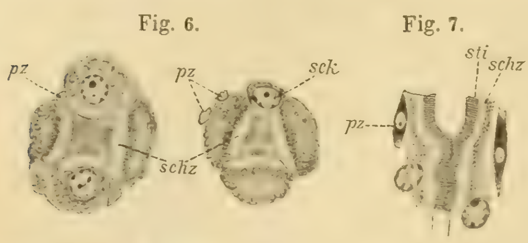
Fig. 5.



a und *b* Querschnitte durch die distalen Lichtsinnzellen von Scutigera coleoptrata. Nach Hesse. Vergr. 700 fach.
k' Krystallkörper; *sck* Kerne der Lichtsinnzellen.

Fäserchen gegliedert ist, die zu den Basalknöpfchen ziehen und als »Neurofibrillen« angesprochen worden sind (Fig. 4, 6, 7).

In sehr schöner Ausbildung zeigt sich die Schaltzone z. B. bei Scutigera coleoptrata (s. Fig. 5—7), wo man auch gleichzeitig erkennt, dass ihr Vorkommen nicht an das der Basalknöpfchen gebunden ist, da bei starker Entwicklung der ersteren die Basalknöpfchen völlig fehlen.

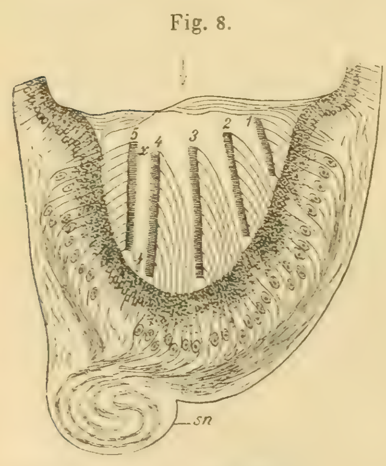


Querschnitt durch die proximalen Lichtsinnzellen von Scutigera coleoptrata. Nach Hesse. Vergr. 700 fach.
schz Schaltzone; *pz* Pigmentzellen; *sck* Kern der Sehzellen.

Längsschnitt durch die Lichtsinnzellen von Scutigera coleoptrata. Nach Hesse. Vergr. 700 fach.
sti Stiftchensaum; *schz* Schaltzone; *pz* Pigmentzelle.

Alle diese Bilder haben äußerlich eine ganz frappante Ähnlichkeit mit den Basalapparaten von Flimmerzellen, und wie dort, so ist es auch hier nicht möglich, für die Menge Varianten in der Ausbildung, die die Histologie lehrt, sich irgend eine physiologische Bedeutung vorzustellen.

Das Aussehen der Stiftchensäume kann noch dadurch ganz erhebliche Änderungen erfahren, dass die einzelnen Elemente des Saumes einer Zelle sowie endlich die Säume mehrerer Zellen zu Gebilden verschmelzen, bei denen es schon tiefdringender vergleichend-morphologischer Studien bedarf, um sie auf den Archetypus des »Stiftchensaumes« zurückzuführen.



Querschnitt durch das Sehepithel von Pterotrachea mutica. Nach Hesse.
1—5 Erste bis fünfte Gruppe von Sehzellen mit ihren Stiftchensäumen. *sn* Sehnerv. Der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalles.

So fasst Hesse (165) die Plättchensätze an den Lichtsinnzellen der Heteropoden als Verschmelzungsprodukte von Stiftchensäumen auf. Der distale, d. h. dem Augeninnern zugekehrte Teil dieser Lichtzellen, der »Sockel« (Grenacher), trägt einen ganzen Satz plättchenartiger Gebilde, die von vorne nach hinten übereinander stehen (s. Fig. 8). Die Plättchen verschmälern sich gegen ihr freies Ende hin und färben sich in je einem querverlaufenden Streifen an der Basis und in ihrer Mitte stärker, als in den übrigen Teilen. Gegen den Sockel sind sie nicht scharf abgesetzt. Eine feine Längsstreifung der Plättchen fasst Hesse als den sichtbaren Ausdruck des Ursprunges der Plättchen aus Stiftchensäumen auf, die

auch ohne dies aus vergleichend morphologischen Gründen wahrscheinlich sein würde.

Sind es hier nur Gruppen von Stiftchen einer einzelnen Zelle, die durch ihre Verschmelzung Gebilde von eigenem charakteristischem Habitus bilden, so sind im Rhabdom der Arthropoden die Stiftchensäume mehrerer Sehzellen verschmolzen.

Wie dieser Vorgang von statten geht, das kann man z. B. bei Scutigera coleoptrata (Myriapode) verfolgen. Die Sehzellen tragen hier im distalen Teile des Auges schöne Stiftchensäume mit breiten Schaltzonen, die Stiftchensäume der einzelnen Zellen sind scharf voneinander getrennt (Fig. 5). Diese scharfen Grenzen verschwinden in den proximalen Teilen des Auges und die Gesamtheit der Stiftchensäume bildet eine Einheit, ein »Rhabdom«, so dass der Stiftchensaum jeder Einzelzelle als »Rhabdomer«

Fig. 9.



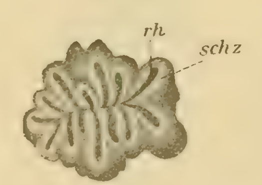
Längsschnitt durch ein Omma von Lepisma saccharinum. Nach Hesse. Vergr. 750fach.

Fig. 10.



Querschnitt durch die vier distalen Lichtsinnzellen zweier Ommen von Lepisma saccharinum. Nach Hesse. Vergr. 750fach.

Fig. 11.



Querschnitt durch die Retinula von Oniscus murarius. Nach Hesse. Vergr. 400fach.
rh Rhabdom; *schz* Schaltzone.

[Ray Lankester] zu bezeichnen ist (Fig. 6). Auf Querschnitten des Rhabdoms kann man die einzelnen Rhabdomere noch ungefähr gegen einander abgrenzen nach der Richtung der Streifung die sie zeigen, und die eben der Ausdruck einer ursprünglichen Zusammensetzung aus »Stiftchen« ist.

Die Zahl der Zellen, die zur Bildung eines Rhabdom zusammentreten, ist verschieden, und dementsprechend kann auch seine Querschnittsform eine überaus wechselnde sein.

So stoßen bei Lepisma (Fig. 9) (Hesse) im distalen Teile des Auges vier, im proximalen drei Rhabdomere seitlich zusammen und bilden so ein Rhabdom, in dessen Mitte jedoch ein axialer Hohlraum bestehen bleibt (Fig. 10). Bei Machilis (Thysanure) treten auch vier Zellen zur Rhabdombildung zusammen, hier aber verschmelzen ihre Stiftchensäume d. h. ihre Rhabdomere vollständig, so dass ein Rhabdom von $\times$förmigem Querschnitt entsteht.

Bei der großen Mehrzahl der Arthropoden nehmen die sieben Sehzellen, welche zur Bildung einer Retinula zusammentreten, auch alle an dem Aufbau des einen Rhabdoms teil. Es entstehen da die verschiedenartigsten, teils komplizierten Formen.

Sehr verwickelte Formen zeigen z. B. die Isopoden. Bei Oniscus murarius ist die Retinula ausnahmsweise aus 14 Retinulazellen zusammen-



Medianschnitt durch eine Lichtsinnzelle von Oniscus murarius. Nach Hesse. Vergr. 900 fach.
szk Kern der Sehzelle; *rh* Rhabdom; *schz* Schaltzone; *nfi* Neurofibrille; *bm* Basalmembran; *nf* Nervenfaser.

Querschnitt durch eine Retinula von Aega spec. Nach Hesse. Vergr. 270 fach. (Nur eine der 7 Lichtsinnzellen ist pigmentiert gezeichnet.)
rh Rhabdom; *hz* hyaline Zellen.

Medianschnitt durch eine Lichtsinnzelle von Aega spec. Nach Hesse. Vergr. 700 fach.
nfi Neurofibrillen; *nf* Nervenfortsatz; *rh* Rhabdomer; *szk* Kern der Sehzelle.

gesetzt, das Rhabdom, welches sie bilden, hat auf dem Querschnitt die eigenartige Form, welche Fig. 11 darstellt. Es erstreckt sich also eine Platte besonders färbbarer Substanz, ein Rhabdomer, von der axialen Seite aus in jede Zelle hinein, allseitig vom Zellplasma umgeben, bis auf die axiale Seite, an der die Verbindung mit den übrigen Rhabdomeren erfolgt (Hesse). Die wirkliche Form der Platte wird klar durch Kombination des Querschnittbildes Fig. 11 mit dem Längsschnittbilde Fig. 12. Hier sieht

man auch, dass zwischen dem Rhabdomer und dem granulierten Zellplasma eine helle »Schaltzone« liegt, die von zahlreichen Fibrillen durchzogen wird. Auch im übrigen Zellkörper sind fibrilläre Differenzierungen nachweisbar. Das eigentümlich plattenförmige Rhabdomer denkt sich Hesse (118) dadurch entstanden, dass die axiale Seite der Sehzellen sich eingefaltet hätten, und so die Teile des Stiftchensaumes, der diese Seite bedeckt habe, sich aneinander gelegt hätten und verschmolzen wären. Bei Aega sind die Platten mehrfach geteilt, von noch verwickelteren Formen als bei Oniscus, hier müssten dann schon mehrere derartige Faltungen stattgefunden haben (s. Fig. 13 und 14).

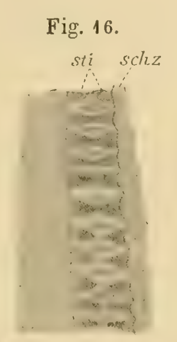
Nicht nur der Querschnitt der Rhabdome, der von der Entstehungsgeschichte dieser Bildung erzählt, ist lehrreich, auch in der Längsansicht bietet sich manche bemerkenswerte Differenzierung.

Fig. 15.

schz

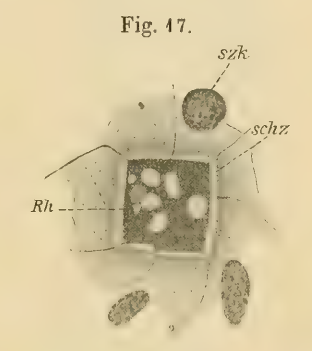
Querschnitt durch eine Retinula von Palaemon squilla. Nach Hesse. Vergr. 900fach. *schz* Schaltzone.

Fig. 16.



Mediansehnitt durch eine Retinula von Palaemon squilla. Nach Hesse. Vergr. 900fach. *sti* Stiftchensaum; *schz* Schaltzone.

Fig. 17.



Querschnitt d. Rhabdoms von Squilla mantis. Nach Hesse. Vergr. 800fach. *Rh* Rhabdom; *schz* Schaltzone; *szk* Kern der Sehzelle.

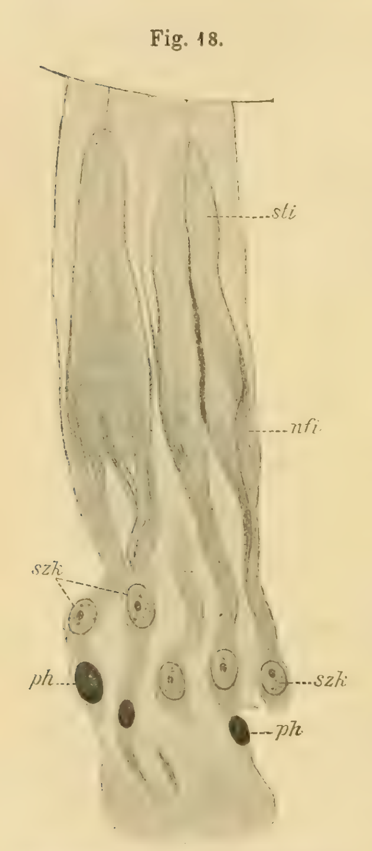
So besteht z. B. die Retinula bei Dytiscus wie auch bei anderen Formen, z. B. bei Melolontha, aus drei Abschnitten: einem distalen kolbigen Teil, einem langen fadenartig dünnen Mittelstück und einem proximalen cylindrischen oder prismatischen Abschnitt. Bei Dytiscus ist nun das Rhabdom nicht auf diesen hinteren Abschnitt beschränkt, sondern es setzt sich erkennbar durch den fadendünnen Verbindungsstrang zur vorderen Anschwellung fort und bildet dort eine ziemlich ansehnliche kolbige Masse, an der die Zusammensetzung aus mehreren Rhabdomeren nicht erkennbar ist, wie im hinteren Teile des Rhabdoms.

Solche Differenzierungen des Rhabdoms in seiner Längsrichtung sind übrigens gar nicht so selten, sie finden sich z. B. in der verschiedensten Form bei den decapoden Krebsen. Rosenstadt (133) berichtet hier von vielerlei Formen, die in ihrem Verlauf bald dicker bald dünner werden. So ist z. B. das Rhabdom von Pagurus bernhardii an der Stelle, wo es

sich an den Krystallkegel anschließt, ziemlich dick, verdünnt sich dann etwas, schwillt zu einer stärkeren Verdickung an und endet endlich mit einem dünnen basalen Stück; ähnliche Eigentümlichkeiten zeigen Galathea und Dromia.

Bei den Decapoden bietet das Rhabdom auch noch in anderer Beziehung bemerkenswertes: Man erkennt hier bei Palaemon squilla in Längsschnitten durch die Retinula eine merkwürdige Schichtung (Fig. 16), die Max Schultze seinerseits als Plättchenstruktur gedeutet hat. Die Schichten sind ungleichmäßig, es wechseln hellere und dunkle. Die letzteren sind seitlich an den Sehzellen am dicksten, so breit, dass die Ansatzstellen zweier Nachbarscheiben sich berühren, die hellen Scheiben sind in der Mitte dicker und schärfen sich seitlich zu (s. Fig. 16).

Fig. 18.



Längsschnitt durch zwei Gruppen von Sehzellen aus dem Medianauge von Euscorpius europaeus. Nach Hesse. Vergr. 800 fach.
sti Stiftchensaum; *nfi* Neurofibrillen; *szk* Kerne von Sehzellen; *ph* Phaosphaere.

An dünnen Längsschnitten erkennt man, dass die dunklen Schichten aus feinen Fasern bestehen, die am Zellrande je ein Knöpfchen tragen. Hieran schließt sich eine »Schaltzone« mit ihren Fibrillen. Die dunklen Plättchen sind also Stiftchensäume, in denen die Stiftchen zu Bündeln vereinigt sind. Querschnitte des Rhabdoms (Fig. 15) geben entsprechende Bilder.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Squilla mantis, dessen im Querschnitt fast genau quadratisches Rhabdom Fig. 17 darstellt (Hesse).

Nehmen bei den Decapoden zwei verschiedene Substanzen am Aufbau des Rhabdoms teil, so ist dies in anderer Form auch bei den Phalangiden der Fall, deren Sehzellen überhaupt höchst bemerkenswerte Eigenheiten zeigen und sich nicht ohne weiteres dem bisher benutzten Schema einfügen, dass das Rhabdom ein Verschmelzungsprodukt von Stiftchensäumen sei. Sie stehen darin übrigens unter den Arthropoden nicht allein.

Die beiden Substanzen des Rhabdoms der Phalangiden unterscheiden sich mikroskopisch durch ihre sehr ungleiche Färbbarkeit; die eine färbt sich tief dunkelblau (mit Hämatoxylin), die andere hellblau. Aus dieser

weniger färbbaren Substanz besteht das centrale Rhabdomer in seiner ganzen Länge. Die peripheren Rhabdomere bestehen bei der einen Gruppe der Phalangiden (Leiobonumgruppe s. PURCELL 122) ganz aus der stark färbbaren Substanz, bei der anderen Gruppe (Acantholophusgruppe) bildet diese nur die poximalen Teile, die distalen dagegen bestehen wieder aus der schwach färbbaren Substanz.

Rhabdome bei Arthropoden, die nicht als Verschmelzungsprodukte von Stiftchensäumen gedeutet werden können.

Wenn an einer saum- oder plattenartigen Differenzierung der Oberfläche einer Sehzelle keine Streifung als Ausdruck der Zusammensetzung aus »Stiftchen« nachweisbar ist, so wird man doch nicht ohne weiteres berechtigt sein, an der Stiftchensaum-Natur der betreffenden Gebilde zu zweifeln, nachdem die außerordentliche Verbreitung dieser Einrichtung durch HESSE dargethan worden ist.

Die innere Berechtigung einer solchen Schematisierung, die über die rein empirische Erfahrung hinausgeht, hört aber auf, sobald nicht wenigstens das eine Kriterium gewahrt ist, das erforderlich ist, wenn man von einem umgewandelten Stiftchensaum reden will: die fragliche Bildung muss eine Umwandlung eines Stückes der Zelloberfläche darstellen.

Bei den Isopoden war diese Annahme noch haltbar durch die Vorstellung von einer Einfaltung der Zelloberfläche und Verschmelzung der Stiftchensäume dieser Faltenflächen (s. o.), bei den jetzt zu erwähnenden Gruppen aber ist auch eine solche Deutung kaum mehr hinreichend.

Es handelt sich zunächst um die Retinulae einer Reihe von Insekten, bei denen die »Rhabdomeren« völlig getrennt sind. Jede Sehzelle hat ihre eigene Einrichtung zur Rezeption des Lichtreizes, eine Einrichtung, die GRENACHER (412) ihr »Stäbchen« nennt.

Bei Tipula haben diese »Stäbchen« ungefähr die halbe Länge der zugehörigen Sehzellen und sind nach vorne, der Richtung derselben folgend, gegen die Achse des Auges zusammengeneigt. Hier im distalen (vorderen) Teil liegen sie auch der Zelloberfläche (der axialen) an, so dass sie nur nach einer Seite hin von der Zellsubstanz begrenzt werden. Proximal werden sie dünner und treten in das Innere der Zellen ein, ihr Ende läuft in eine feine Spitze aus (GRENACHER 42, S. 81). Noch vollständiger von der Zelloberfläche getrennt ist das »Stäbchen« der central gelegenen Sehzelle, es bildet einen einfachen langgezogenen Kegel, der wie ein Nagel in die Achse der Zelle eingesenkt und also ringsum von Zellsubstanz umgeben ist. Ähnliche Bildungen fand GRENACHER (132) bei Ctenophora, Notonecta, Forficula, bei mehreren Coleopteren und kurzfühlerigen Dipteren: Tabanus, Haematopota, Sarcophaga, Syrphus, Musca.

Handelt es sich hier um anderes Gebilde, als um verschmolzene Stiftchensäume, so geht doch die Rhabdombildung auch mit diesem anders gearteten Material vor sich.

Bei Forficula sind die »Stäbchen« der einzelnen Retinulazellen noch nicht verwachsen, doch lagern sich im distalen Zellende die 6 peripheren so zusammen, dass sie ein sechsseitiges hohles Prisma bilden, welches das »Stäbchen« der centralen Zelle umschließt.

Bei Saperda carcharias ist die Röhre, die durch Verschmelzung der 6 peripheren Stäbchen entsteht, wenigstens im vorderen Teil der Retinula geschlossen, und wieder verläuft das Stäbchen der Centralzelle in ihrer Achse.

Eine ganz ähnliche Sonderstellung nimmt die centrale Retinulazelle bei der Rhabdombildung der Phalangiden ein, auch in ihr entsteht das Rhabdom axial.

Hat schon die Betrachtung der Lage bestimmter Rhabdomere zu ihrer Sehzelle die Vermutung nahegelegt, dass das Schema Rhabdomer = verschmolzener Stiftchensaum nicht immer zutreffen dürfe, so ergiebt die histologische Untersuchung des Rhabdoms der Phalangiden eine positive andere Anschauung über die Natur der Rhabdomeren.

Das Rhabdom hat hier eine wabige Struktur, auf seinem Querschnitt sieht man im allgemeinen vier Schichten von Waben. Centrales und periphere Rhabdomere, die in so mancher Hinsicht verschieden sind, stimmen hierin völlig unter sich überein, an beiden ist der Wabenbau deutlich. Aber auch das übrige Zellplasma ist wabig gebaut, und die Alveolarschicht desselben, die dem Rhabdom anliegt, unterscheidet sich im Bau häufig nur durch ihr geringeres Lichtbrechungsvermögen von dem Rhabdom (Purcell 122).

b) Zahl und Anordnung der Stiftchen.

§ 20. Mussten die Unterschiede im feineren Bau der Lichtsinnzellen im allgemeinen hingenommen werden, ohne dass uns zurzeit ein Weg zum physiologischen Verständnis ihrer Bedeutung ersichtlich war, so sind bei Betrachtung der Zahl und Anordnung der Stiftchen an der einzelnen Zelle doch schon Ausblicke auf dies Verhältnis der beobachteten Unterschiede zur vermutlichen Höhe der Funktionsfähigkeit möglich. Wir machen bei dieser Betrachtung allerdings stets die Voraussetzung der qualitativen Gleichheit der Stiftchen der verschiedenen Zellen. Nur unter dieser Voraussetzung hat eine Vergleichung Sinn, die zich nur auf rein quantitative Unterschiede erstreckt, denn nur wenn die Qualität überall die gleiche ist, kann sie bei der Vergleichung als konstanter Faktor vernachlässigt werden. Diese Voraussetzung ist nun selbstverständlich flagrant falsch, denn selbst mit unseren Methoden, die im Vergleich zu dem Problem äußerst

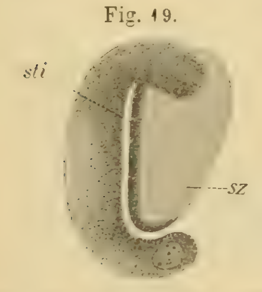
grob sind, können wir schon Unterschiede der Stiftchen verschiedener Zellen untereinander nachweisen, die uns als Symptome dafür gelten müssen, dass hier weitgehende qualitative Verschiedenheiten bestehen. (Schluss a fortiori!)

Lässt daher hie und da die quantitative Betrachtungsweise im Stich, so liegt das nicht daran, dass sie prinzipiell unberechtigt wäre, sondern an dem erwähnten Fehler, der bewusster Weise in die Deduktion eingeführt, aber zurzeit nicht aus ihr zu eliminieren ist.

Unsere Voraussetzung lautet zunächst, je mehr Stiftchen eine Zelle trägt, desto größer ist ihre Funktionstüchtigkeit.

Wir müssen also in allen Veränderungen der Lichtzellen, die darauf abzielen, mehr Stiftchen unterzubringen, einen »Fortschritt« sehen und nach diesem Gesichtspunkt die Stiftchensehzellen ordnen.

Fig. 19.



Einzelliges Pigmentbecherocell einer Planarie. Stiftchensaum nur an einer Seite der Zelle, glatte Oberfläche ohne Einfaltung. Nach HESSE.
sti Stiftchensaum; *sz* Sehzelle.

Fig. 20.



Pigmentbecherocell von Tristomum papillosum. Nach HESSE.
Zeigt die Vergrößerung der Fläche des Stiftchensaums durch Einfaltungen.

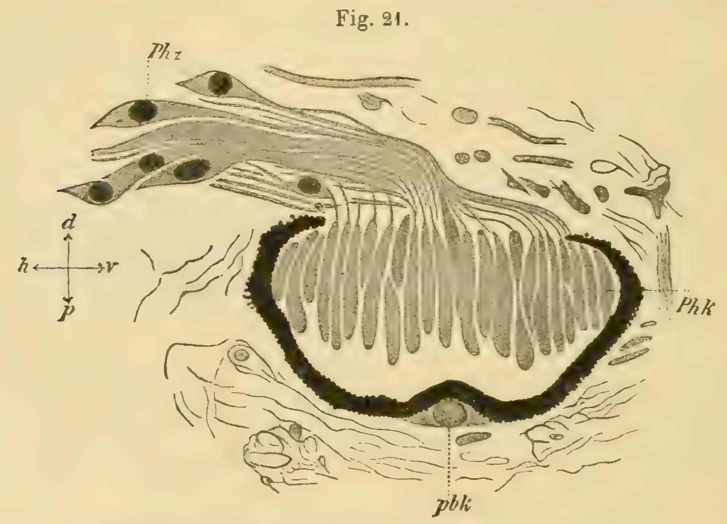
Es stehen dann am Anfang der Reihe Zellen, die nur an einem ganz begrenzten Teil ihrer Oberfläche Stiftchen tragen. Etwa eine flache Kappe von Stiftchen, wie dies z. B. bei Planaria torva (HESSE) (s. Fig. 19) oder den Gehirnaugen von Polyophthalmus pictus (HESSE) und noch sonst vielfach vorkommt (Helix s. Fig. 17, Eucalamus). Wie eine Vermehrung der Stiftchenzahl der einzelnen Zelle möglich ist, zeigen sehr anschaulich die Lichtsinnorgane von Polyophthalmus (HESSE), an den kleinen Seitenocellen hat der Stiftchensaum einige Ein- und Ausbuchtungen, die natürlich eine Oberflächenvergrößerung bewirken. An den großen Seitenocellen ist dieser Prozess der Oberflächenvergrößerung derart fortgeschritten, dass die ganze dem Pigmentbecher zugekehrte Seite der Lichtsinnzelle fingerförmige Auszackungen trägt, die rings mit feinen Stiftchen besetzt sind. Ganz ähnliche Art der Oberflächenvergrößerung durch Faltenbildung findet sich nicht nur bei der nahe verwandten Armandia polyophthalma, sondern auch im Stamme der Plathelminthen bezw. Tristomum papillosum (HESSE s. Fig. 20).

Geht dieser Prozess noch weiter, dann kommt es endlich zur Ausbildung eigener Zellabschnitte, die nur durch dünne Verbindungen mit dem übrigen Zellkörper verbunden sind und auf ihrer Oberfläche (ganzen oder nur auf Teilen) die Stiftchen tragen. Solche Sehkolben finden sich z. B. in schöner Ausbildung bei Dendrocoelum lacteum unter den Plathelminthen (s. Fig. 21).

Bei der aufgeführten Formenreihe hatten die Differenzierungen stets ihren Sitz an den distalen Teilen der Lichtsinnzellen; das ist aber nicht nötig.

Unter den Arthropoden z. B. haben wir alle möglichen Übergänge von Zellen mit einer kleinen Stiftchenkappe am distalen Zellende, bis zu den

Fig. 21.



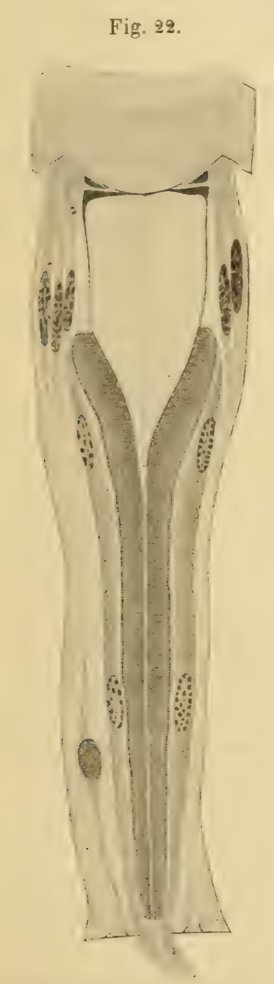
Pigmentbecherocell von Dendrocoelum lacteum. Aus Th. Beer.
Phz Kerne der Lichtsinnzellen; *Phk* »Sehkolben« der Sinneszellen; *pbk* Kern der Pigmentbecherzelle.

abweichendsten Formen, die als »innere« Stiftchensäume (s. unten) bezeichnet werden.

Hesse entwickelt die ganze Reihe in folgender Weise: Lichtsinnzellen, die nicht in epithelialem Verbande liegen, nehmen häufig die Form von Fig. 23 *a* an, wobei sich der Stiftchensaum über einen großen Teil der Zelloberfläche verbreitet (Medianauge der Crustaceen, Stirnauge von Orchesella, Augen der Dipterenlarven). Verbleiben aber die Zellen im epithelialen Verbande, so haben wir die folgenden Formen: Stiftchensaum nur am freien ebenen distalen Ende (Fig. 23 *b*, Julus, Lithobius), distales Ende kuppelförmig vorgewölbt (Fig. 23 *c*, Stirnauge von Helophilus). Stiftchensäume an den Seitenwänden der Zellen (Fig. 23 *d*, *e*, *f*, *g*, *h* und *i*) und zwar entweder im ganzen Umfang der Zellen (Helophilus, Scolopendra,

Steatoda), oder auf zwei entgegengesetzten Seiten (Nebenaugen mancher Spinnen) oder nur auf einer Seite. Im letzteren Falle treten dann die Stiftchensäume mit denen der Nachbarzellen in Verbindung und es kommt zur Rhabdombildung (z. B. Periplaneta s. Fig. 22).

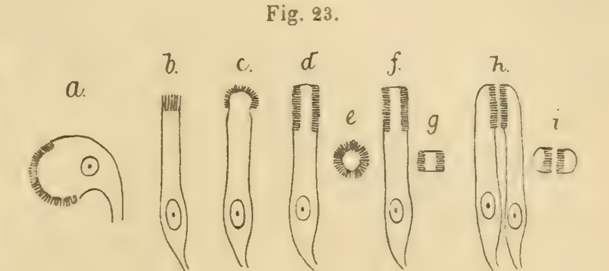
Fig. 22.



Medianschnitt durch ein Omma des Komplexauges von Periplaneta orientalis. Nach Hesse. Vergr. 700fach.

Zeigt die besonders schön ausgebildeten seitlichen Stiftchensäume der Lichtsinnzellen.

Fig. 23.



Verschiedenartige Anordnung der Stiftchensäume bei Arthropoden. Nach Hesse.

Endlich kann der Stiftchensaum ganz in die Nähe des Nervenfortsatzes rücken, so dass er sich gewissermaßen zwischen diesen und den eigentlichen Zellkörper einschiebt, ein Beispiel solcher Anordnung liefert Branchiomma.

Eine ganz eigenartige Anordnung haben die Stiftchensäume der Hirudineen, sie liegen hier nicht, wie sonst überall, an der freien Oberfläche der Zellen, sondern in ihrem Innern, an den Wänden besonderer Hohlräume, Vacuolen, die Hesse dementsprechend als Stiftchensaumvacuolen bezeichnet.

Bei Pontobdella liegen diese Vacuolen rings um den Kern herum, auch an der Seite der Lichtsinnzelle, die dem Nerveneintritt zugekehrt ist, bei anderen Formen ist ihr Vorkommen auf die dem Nerveneintritt abgewandte Seite der Zellen beschränkt.

Die Gestalt der Vacuolen ist bei den einzelnen Formen (Genera, Species) recht verschieden, ebenso das Verhältnis der Vacuolengröße zur Zellgröße.

Bei Pseudobranchellion findet sich nur eine Vacuole von eirunder Gestalt, bei Piscicola eine durch Scheidewände vielfach zerklüftete Vacuole, deren relative Oberfläche daher wesentlich größer ist, als bei Pseudobranchellion.

Sehr unregelmäßig gestaltete Vacuolen hat Pontobdella. Bemerkenswert ist die Form der Vacuole bei Clepsine sexoculata, sie liegt hier in einem stäbchenartig ausgezogenen Teil der Zelle und ihre Gestalt ist dementsprechend die einer schmalen langen Röhre.

Der Anteil, den die Vacuole am Aufbau der ganzen Zelle nimmt, kann sehr verschieden groß sein. Die Zusammensetzung der Vacuolenwandung aus einzelnen Stiftchen ist besonders durch APATHY's Untersuchungen sicher gestellt, die auch deutlich das Netz der »Neurofibrillen« zeigen, sowie seine Verbindung mit der einen Neurofibrille, die in die Zelle eintritt.

Über die absolute Anzahl der Stiftchen, die eine einzelne Lichtsinnzelle trägt, existieren keine Angaben, doch lassen sich aus den sehr genauen Abbildungen von HESSE und APATHY ungefähre Werte ableiten.

So beträgt die Zahl der Stiftchen in den Lichtsinnzellen von

Plathelminthen	Dendrocoelum lacteum	ca. 12—1500
	Euplanaria gonocephala	ca. 14—1500
Nemertinen	Drepanophorus spectabilis	ca. 8—900
Arthropoden	Lepisma saccharinum (distale Sehzellen)	ca. 3000
	Periplaneta orientalis	ca. 6000
Hirudineen	Pseudobranchellion	ca. 4000—5000
	Hirudo	ca. 25—26000

c) Die Bedeutung der Längen- und Dickenunterschiede der Stiftchen.

§ 21. Die quantitativen Unterschiede in der Ausbildung der Stiftchensäume beziehen sich aber nicht nur auf die Zahl ihrer Stiftchen in der einzelnen Zelle, es kommen auch weitgehende Unterschiede in der Länge und Dicke der einzelnen Stiftchen vor.

Da liegt es sehr nahe anzunehmen, dass ein »Stiftchen« um so funktionstüchtiger ist, je länger es einerseits, je dünner es andererseits ist. Bei der Vergleichung der Zellen eines Sehzellen-Verbandes unter einander wird sich dieser Gesichtspunkt auch als fruchtbar erweisen, für die Elemente einer einzelnen Lichtsinnzelle aber können wir ihn nur als möglich andeuten. Es fehlt zurzeit genügendes Material, um seine thatsächliche Berechtigung zu prüfen.

Ein längeres Stäbchen enthält mehr labile lebendige Substanz; bei gleich hoher Erregbarkeit wird also in ihm die Menge des durch Lichtwirkung zerfallenden Stoffes in der Zeiteinheit größer sein, als in einem kleinen Stäbchen. Es ist aber sehr unwahrscheinlich, dass diese Zunahme der Massenzunahme direkt proportional sein sollte. Zunächst ist schon gar nicht gesagt, dass die Zunahme der labilen, lichtzersetzlichen

Substanz der Längenzunahme direckt proportional sein müsste, aber auch dies vorausgesetzt ist es physiologisch nicht einmal wahrscheinlich, dass die relative Menge der zerfallenden Substanz in beiden Fällen den gleichen Bruchteil der vorhandenen darstellt. Die verwickelten Verhältnisse der Selbststeuerung des Stoffwechsels, der Restitutionsbedingungen u. s. w. lassen es vielmehr wahrscheinlich erscheinen, dass die Menge der auf gleich starken Reiz in der Zeiteinheit zerfallenden Substanz langsamer wächst, als die Masse der zerfallsfähigen Substanz. Das voluminösere Stäbchen würde dann vielleicht nur schwerer erschöpfbar sein.

Dies alles gilt nur für gleich hohe Erregbarkeit und es würde uns danach verständlich sein, wenn eine Erhöhung der Leistung der Lichtsinnzellen bei gleicher Erregbarkeit durch eine Vermehrung der Zahl, nicht eine Vergrößerung der Dimensionen der »Stiftchen« erreicht würde.

Nimmt mit dem Volumen auch die Erregbarkeit zu, so gelten diese Ausführungen natürlich nicht und es könnte dann das größere Stäbchen auch das ungleich funktionstüchtigere sein.

Was die Dicke der Stiftchen anlangt, so werden ja dünnere insofern häufig als Ausdruck erhöhter Funktionsfähigkeit angesehen werden dürfen, als sie auf gleichem Raum in größerer Zahl stehen können, als dickere Elemente. Darum handelt es sich hier aber nicht, es fragt sich vielmehr, ob wir für das einzelne Stäbchen ein besseres Funktionieren, also in erster Linie eine höhere Erregbarkeit, eine niedrigere Reizschwelle annehmen dürfen, je dünner es ist. Bei der Diskussion dieser Frage ergeben sich ganz analoge Schwierigkeiten wie bei der Diskussion der Bedeutung größerer oder geringerer Länge.

Was das empirische Material anlangt, so existieren über die verschiedenen Dicken der Stiftchen keine genügenden Angaben, was bei den unter 1 μ liegenden Dimensionen dieser Gebilde nicht wundernimmt.

Über die Länge der Stiftchen ist etwas mehr zu sagen, doch sind auch hier die Angaben recht spärlich, wie so vielfach in bezug auf absolute Werte.

Es beträgt die Höhe des Stiftchensaums:

bei Planaria torva 4 μ
Dendrocoelum lacteum 2 μ (größere Zahl wie bei Planaria torva)
Planaria gonocephala 3,5 μ (Zahl etwa gleich der von Dendrocoelum)
Spio 1,5 μ
Ophryotrocha puerilis
an derselben Zelle { seitlich 4 μ
in der Mitte 1,3 μ.

Wenn übrigens im Vorstehenden und auch später von Unterschieden der »Erregbarkeit« schlechthin die Rede ist, so muss besonders betont werden, dass es sich hierbei um recht verschiedenes handeln kann.

Die Verschiedenheiten der Erregbarkeit können ihren Ausdruck finden

1. In Unterschieden der Reizschwelle,
2. In Unterschieden der Reizhöhe,
3. In Unterschieden der »relativen Unterschiedsschwelle«.

Bei dem letzteren, äußerst wichtigen Punkte ist zu beachten, dass sowohl der absolute Wert des Minimums der relativen Unterschiedsschwelle ein verschiedener sein kann, als auch, dass dieses Minimum bei verschieden hoher Intensität liegen kann, worüber weiter unten noch einiges zu sagen sein wird.

d) Die Richtung der Stiftchen.

§ 22. Zu erörtern ist noch die Stellung der Stiftchen im Vergleich zu der Richtung des als Reiz wirkenden Lichtstrahls.

Es ist offenbar gleichgültig, in welcher Richtung das Licht die Stiftchensäume trifft, denn wir finden sie ebenso in Stellungen, die der Richtung der Lichtstrahlen parallel, wie in solchen, die unter beliebigem Winkel gegen sie geneigt sind.

Fig. 24.

Medianschnitt durch ein Auge von Lithobius forficatus nach Hesse. Vergr. 700 fach. *sti* Stiftchensäume; *nfi* Neurofibrillen; *nf* Nervenfortsatz; *c* Cuticula; *bgk* Kern einer Bindegewebszelle.

Sehr verbreitet ist z. B. die transversale Stellung der Stiftchen. Es trifft dann nicht ein einzelnes Lichtbündel ein Stiftchen, und nur ein Stiftchen, das es der Länge nach durchsetzt, sondern eine Menge Lichtbündel treffen eine große Anzahl Stiftchen alle in ganz gleichmäßiger Weise. Der einzige Unterschied in der Reizung der Stiftchen, die der Lichtquelle am nächsten und jener, die ihr am fernsten liegen, beruht in der etwas geringeren Intensität des Reizes für die letzteren, da ja ein, wenn auch kleiner, Teil von den vorhergehenden Stiftchen schon absorbiert ist.

Diese transversale Stellung der Stiftchen findet sich ungemein verbreitet in den Rhabdomen der Arthropoden, bei denen Längsdurchstrahlung der Stiftchen wohl überhaupt nicht vorkommt.

Es ist beachtenswert, dass die Durchstrahlungsrichtung der Stiftchen in demselben Sehorgan nicht an allen Stellen die gleiche zu sein braucht. So werden z. B. bei Helophilus (Hesse) die Stiftchen in den peripheren

Teilen des Auges mehr oder weniger longitudinal durchstrahlt, im »Centrum« dagegen, dessen Sehzellen besondere Ausbildung zeigen, erfolgt die Durchleuchtung transversal.

Noch auffälliger sind die Verhältnisse im Auge von Lithobius (Fig. 24). Hier sind alle Stiftchen so gestellt, dass das Licht sie quer durchsetzt, das ist aber in den Zellen am Boden des Augenbechers nur durch eine ganz besondere Einrichtung ermöglicht. Es geht von dem Zellkörper ein Fortsatz aus, der nicht sehr stark von der Richtung der Augenbecherachse abweicht und entweder an einer oder an zwei gegenüberliegenden Seiten einen Stiftchenbesatz trägt. Diese Stiftchen stehen nun also wieder senkrecht zur Einfallsrichtung des Lichtes.

Auch das scheint irrelevant, ob das Licht die Zelle in der Richtung vom distalen zum proximalen Ende durchsetzt oder, was anscheinend noch häufiger ist, vom proximalen zum distalen.

Eine besondere physiologische Stellung scheinen die vertierten oder invertierten Sehorgane als solche nicht einzunehmen.

Diese Erörterungen sind in weiten Grenzen unabhängig von der speciellen Vorstellung, die man sich über die Natur der Stiftchen macht. Sie setzen nicht voraus, dass die Stiftchen Neurofibrillen, vielleicht umgewandelte Enden derselben seien, ja sie verlangen nicht einmal unbedingt, dass wirklich die Stiftchen selbst die rezipierenden Elemente seien. Wären nämlich die Stiftchen nur leitende oder gar nur stützende Teile, so würde als aktiv, als rezipierend die zwischen ihnen liegende Substanz angesehen werden dürfen, die durch die Stiftchen in schmale Streifen geteilt ist, die im allgemeinen mit diesen nach Zahl und Länge übereinstimmen, in der Dickendimension allerdings Unterschiede aufweisen.

Wesentlich ist also nur die Annahme, dass in der Zone des Stiftchensaums die Umsetzung des Lichtes in Erregung lebendiger Substanz erfolgt.

e) Verschmelzungen der Rhabdome.

§ 23. Gleichviel ob man die einzelnen Rhabdomere als Verschmelzungsprodukte von Stiftchensäumen oder umgewandelte Partien des Plasmawabenwerkes ansieht: jedenfalls stellen die Rhabdome Verschmelzungsprodukte der Rhabdomeren dar, durch die eine organische Verbindung zwischen den Sehzellen einer Retinula hergestellt wird, über deren funktionelle Bedeutung schon einiges gesagt ist. Eine eng begrenzte Zahl von Zellen tritt durch das Rhabdom in nahe Beziehung, gewöhnlich sind es ja ihrer 7, manchmal mehr (14), manchmal weniger (3 oder 4, s. o.).

Dieser Verschmelzungsprozess kann nun noch eine Stufe weiter gehen, und es können sich eine Anzahl Rhabdome zu einem höchst komplizierten Gebilde vereinigen.

Dieser interessante Fall ist bei den Phalangiden realisiert. Die zwei natürlichen Gruppen, in die Purcell (122) sie nach dem Bau ihrer Sehorgane einteilt, differieren wesentlich in bezug auf die Rhabdomverschmelzung. Bei der Leiobonumgruppe bleiben die Rhabdome (d. h. die Verschmelzungsprodukte der Rhabdomeren von 4 Sehzellen) normaler Weise getrennt, nur hie und da findet man bei allen Arten einzelne Paare von Rhabdomen, man könnte sagen Zwillingsrhabdome.

Dagegen ist es charakteristisch für die Acantholophusgruppe, dass der distale Teil des Rhabdoms (s. o.) mit allen oder doch den meisten der benachbarten Rhabdome durch Brücken von Rhabdomsubstanzen verbunden ist, so dass ein unregelmäßiges Netzwerk solcher Substanz auf der ganzen distalen Fläche der Retina entsteht (Purcell 122).

2. Lichtsinnzellen mit »Stäbchen«.

§ 24. Es sind recht heterogene Dinge, die in dieser Gruppe unter dem rein formalen Gesichtspunkt zusammengefasst werden, dass die lichtrezipierenden Elemente dieser Zellen in besonderen stäbchenförmig gestalteten Zellabschnitten lokalisiert sind.

a) Plasmatische Stäbchen, in denen keine „Neurofibrillen“ nachweisbar sind.

Diese Gruppe von Lichtsinnzellen steht jenen sehr nahe, bei denen überhaupt jede plasmatische Differenzierung im Zellkörper fehlt, die man zur Rezeption des Lichtreizes in Beziehung setzen könnte (s. u.). Ihr Vorkommen ist, nach den bisherigen Erfahrungen, auf die Polycladen, Nemertinen und einige Salpen beschränkt.

So beschreibt Hesse bei Leptoplana tremellaris Oerst zwei Typen von Lichtsinnzellen, die beide besondere stäbchenartig gestaltete Abschnitte besitzen, die nach ihrer Lage wohl als die Stellen angesehen werden müssen, an denen die Umsetzung des Lichtreizes in Erregung lebendiger Substanz erfolgt. Diese Stäbchen zeigen in ihrer ganzen Länge eine gleichmäßige faserige Zusammensetzung, irgend welche besonderen Differenzierungen sind an ihnen nicht zu finden. Ganz ähnlich sind unter den Nemertinen die Sehzellen von Eupolia delineata Holr. gestaltet.

Etwas weiter geht die morphologisch nachweisbare Veränderung bei den Salpen. Die sog. »keulenförmigen« Lichtsinnzellen (Redikorzew 214) bestehen aus einem breiten stumpfen und aus einem schmalen spitzen Ende, welch letzteres als stäbchenartiges Gebilde sich vom Zellkörper unterscheiden lässt. Dieser Teil trägt in einer bedeutenden Verdickung der Zellmembran ein Charakteristicum, das der übrigen Zelle fehlt.

Die Membranverdickungen der einzelnen Zellen verschmelzen unter einander. Der äußeren Ähnlichkeit nach bezeichnet Redikorzew (214) recht

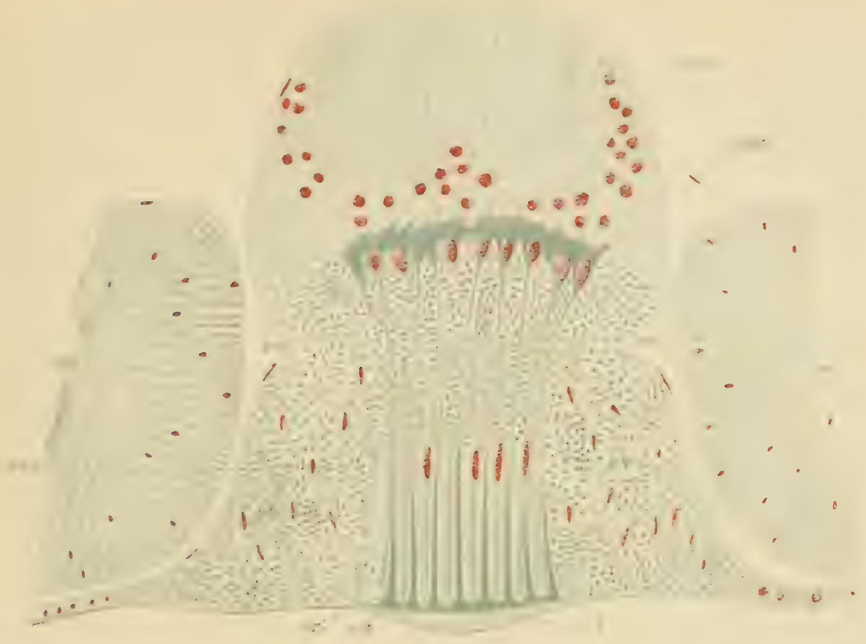


Fig. 1.

Querschnitt durch ein Bauch-Sinnesorgan des Palolo (Eunice viridis Gray). Vergr. 220 nach Merton (210). *l* Linse, *sz* Sinneszelle, *zz* Zwischenzelle, *nsz* Kern der Sinneszelle, *nzz* Kern der Zwischenzelle, *bm* Bauchmark, *lm* Längsmuskulatur.

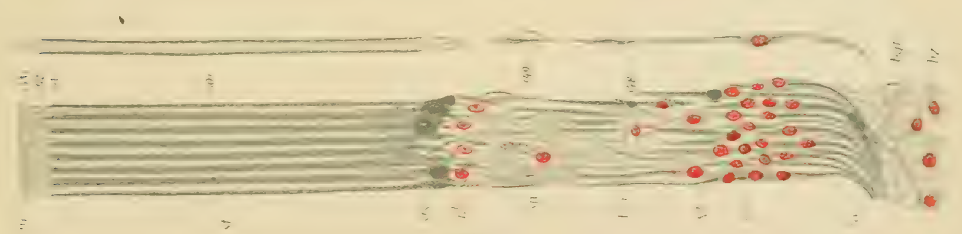


Fig. 2.

Illex coindetii. Schnitt durch die Retina, etwas schematisiert, als Beispiel einer Cephalopodennetzhaut. Vergr. 350 nach Merton (210). *lm* Limitans, *st* Stäbchen, *sts* Stäbchensockel der Sehzelle, *nl* Kerne der Limitanszellen, *sp* spindelförmige Anschwellung der Sehzellen, *bm* Basalmembran, *ns* Kerne der Sehzellen, *nv* Nervenfaser, *bgf* Blutgefäß, *bz* Bindegewebszellen.

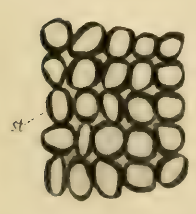


Fig. 3a.

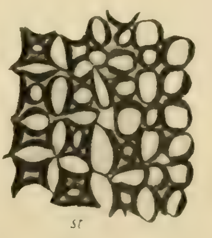


Fig. 3b.

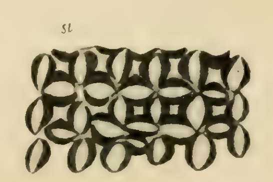


Fig. 3c.

Querschnitte durch die Stäbchenregion der Retina von Illex coindetii nach Merton (210). Vergr. 1000, zeigt die häufigsten Anordnungen der Stäbchenhüllen.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



unglücklich diese Membranverdickung als »Rhabdomer« und die Gesamtmasse der verschmolzenen Membranen als »Rhabdom«.

Eine Homologisierung mit den gleichnamigen Gebilden der Arthropoden kann wohl nicht ernstlich in Frage kommen, auch die Annahme einer Analogie, einer funktionellen Gleichheit, ist durch nichts gestützt. Solche Membranverdickungen lassen sich viel eher mit den cuticularen Hüllen der Röhrenstäbchen der Cephalopoden und deren Verschmelzungsprodukten vergleichen (s. u.).

b) Plasmatische Stäbchen mit einer „Neurofibrille".

Dieser Typus kommt bei Mollusken nicht selten vor; Hesse beschreibt ihn bei Lima, Pecten und Spondylus. Bei den beiden letzteren Formen sind die Stäbchen schlank, kegelförmig. Ihr Aussehen gleicht völlig dem des Plasmas der Sehzellen. Am freien Ende sind sie viel schmäler, als an der Basis. Durchzogen werden sie von einer geschlängelt verlaufenden »Neurofibrille«, die sich durch den Zellkörper bis in den Nervenfortsatz verfolgen lässt.

Bei Lima squamosa ragen von den Sehzellen aus kolbenförmige Gebilde in den Hohlraum des Auges hinein. Sie bestehen aus fein granuliertem Plasma, das ganz dem des Zellkörpers gleicht. Die Neurofibrille im Innern verläuft häufig etwas gebogen und endet mit einer knöpfchenartigen Verdickung.

c) Plasmatische Stäbchen mit einem „Neurofibrillen"-Bündel.

Hierher gehören die Sehstäbchen der Seesterne (Pfeffer 172). Die Lichtsinnzellen tragen ein zartes vergängliches, stark lichtbrechendes Gebilde, das Stäbchen, dessen Form als die eines Cylinders beschrieben wird, der in der Mitte etwas eingeschnürt ist. Ein Bündel feiner, dicht aneinander liegender Fäserchen steigt in der Zelle auf, tritt in das Stäbchen ein und strahlt hier, gegen das distale Ende hin, pinselförmig auseinander.

d) Röhrenstäbchen.

Diese Gebilde, die bei Würmern weit verbreitet sind, haben das gemeinsame, dass sich an ihnen eine festere röhrenförmige Wand nachweisen lässt, die in ihrem Innern den plasmatischen Inhalt beherbergt, in dem die Neurofibrille eingebettet liegt. Die Röhrenstäbchen kommen in zwei Hauptmodifikationen vor:

1. Bei Nereis, Hesione und Eunice enden die Röhrenstäbchen offen gegen den Hohlraum des Auges. Die »Neurofibrille«, die den hell gefärbten, schwach granulierten plasmatischen Anteil des Stäbchens durchzieht, endet frei ohne Verdickung (Hesse 126).

2. Bei den Alciopiden kommt noch eine weitere Einrichtung hinzu: Die cylindrischen oder kolbigen Röhrchen enthalten in ihrem matt färbbaren plasmatischen Inhalt auch hier eine »Neurofibrille«, aber diese endet nicht am Ende der Röhre, sondern tritt aus ihr ein wenig heraus und trägt ein merkwürdiges Köpfchen, das ihr aufsitzt wie ein Moosfrüchtchen seinem Stengel (Hesse 126). Die Faser durchsetzt dies Köpfchen und endet mit einer feinen Spitze auf der anderen Seite (s. Fig. 25).

e) Die zusammengesetzten Stäbchen.

Den »Röhrenstäbchen« schließen sich in ihrem Bau die Stäbchen der Cephalopodenretina eng an. Sie sitzen einem besonders differenzierten Teil der Sehzellen auf, dem Stäbchensockel, der Pigment enthält. Dicht oberhalb der Sockel (d. h. am Auge orientiert nach innen) haben die Stäbchen kreisrunde oder elliptische Querschnitte, und ihrer Oberfläche sind Gebilde aufgelagert, die im Querschnitt halbmondförmig aussehen und zu zweien, einander diametral gegenüberliegend, an den Stäbchen angeordnet sind. Körperlich betrachtet sind diese Gebilde also flache Rinnen, die dem Stäbchenteil der Sehzellen anliegen und wohl ähnlich aufzufassen sind wie die Hüllen der Röhrenstäbchen.

Fig. 25.



Röhrenstäbchen der Alciopiden. Aus Th. Beer.

Jedenfalls entbehrt die Auffassung, dass diese Hüllen als die Rhabdomere bezeichnet werden dürften, jeder Begründung, dagegen spricht die Thatsache, dass auch der Stäbchensockel sowie die ganze übrige Sehzelle von einer relativ dicken, stark lichtbrechenden Hülle umgeben ist, für die cuticulare Natur der Stäbchenhüllen.

Nach dem distalen Ende der Sehzellen hin verschmelzen die einzelnen Stücke der Stäbchenhüllen mit einander.

In typischer Weise entstehen dadurch Gebilde von folgender Form)(, wenn sich die konvexen Seiten der Hüllrinnen zweier benachbarten Zellen berühren. Treten noch zwei weitere Zellen hinzu, so entsteht ein vierkantiges, oder besser vierflügeliges Prisma ⌣)(⌢, das sich also aus vier einzelnen rinnenförmigen Stücken zusammensetzt, die sich mit ihren konvexen Seiten zusammenlegen (Grenacher 133). Wie bei den Phalangiden (s. o. die Verschmelzungen der Rhabdome, so geht hier die der Hüllrinnen der Sehstäbchen in anscheinend unbegrenzter Weise weiter, und es entstehen so die bizarrsten Formen, wie sie z. B. Taf. I, Fig. 3 zeigt. Diese cuticularen Auflagerungen der Stäbchen reichen nicht bis an die Limitans heran,

sondern werden von dem fast beutelartig gestalteten Ende der Stäbchen überragt, in dem Pigment in mehr oder minder großer Menge angehäuft ist (s. Taf. I, Fig. 2).

f) Lichtsinnzellen der Wirbeltiere: »Stäbchen«- und »Zapfenzellen«.

§ 25. Eine eigenartige Stellung nehmen die Lichtsinnzellen der Wirbeltiere ein, die von allen derartigen Gebilden bei Wirbellosen durchaus verschieden sind, im Habitus höchstens mit den Lichtsinnzellen der Cephalopoden verglichen werden könnten und unter der Bezeichnung der Stäbchen- und Zapfenzellen Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden sind.

Morphologisch sind sie durch recht verwickelte Verhältnisse charakterisiert, die wir einfach als solche hinnehmen müssen, ohne sie im einzelnen mit bestimmten physiologischen Eigentümlichkeiten in Zusammenhang bringen zu können. Gerade hier lässt die physiologisch-anatomische Betrachtungsweise völlig im Stich.

Es wäre niemals möglich gewesen, aus dem Bau eines Stäbchens auf seine außerordentlich niedrige Reizschwelle zu schließen, oder die Funktion der Stäbchen als farbenunempfindlichen Helldunkelapparat auch nur möglich erscheinen zu lassen. Was die Morphologie uns in bezug auf die Typen der Lichtsinnzellen giebt, ist nur die Möglichkeit einer äußerlichen Klassifikation, die nichts mit einer Gruppierung zu funktionell einheitlichen Typen zu thun hat.

Die vergleichende Histologie der Lichtsinnzellen zeigt uns viel mehr verschiedenartige Gestaltungen, als wir aus funktionellen Gründen erwarten könnten. Ob diese Thatsache in dem Sinne zu deuten ist, dass wir nur noch nicht die genügende Anzahl funktioneller Bedingungen kennen, um alle morphologischen Typen als sichtbaren Ausdruck physiologischer Gruppen interpretieren zu können, oder ob wir hier wirklich

Fig. 26.



Stäbchen und Zapfen vom Barsch (Perca fluviatilis).

I einfacher Zapfen. *a* granuliertes Ellipsoid; *b* Hülle. *II* Stäbchen. *a* Außenglied; *b* Ellipsoid; *c* fadenförmiger Teil des Innengliedes; *d* Zwischenscheibe; *e* Stäbchenfaser mit Kern und Endkügelchen.

wieder vor einem der zahlreichen Fälle stehen, in denen dieselbe funktionelle Aufgabe auf verschiedenen Wegen gelöst ist, die in einer verschiedenen Gestaltung ihren Ausdruck finden, kann man ja nicht zwingend entscheiden, doch ist die letztere Deutung wohl die wahrscheinlichere.

Jedenfalls fallen zurzeit die Betrachtung der »Stäbchen«- und »Zapfenzellen« unter morphologischen und unter physiologischen Gesichtspunkten weit auseinander.

Wir wollen uns zunächst einen Überblick über die morphologischen Typen der Lichtsinnzellen der Wirbeltiere verschaffen.

Die Bezeichnung dieser Zellen als »Stäbchen«- und »Zapfenzellen« knüpft nur an die speciellen Gestaltungsverhältnisse einer Reihe von Wirbeltieren an, aber die Vorstellung, dass man alle Sehzellen bei Wirbeltieren unter eine der beiden Rubriken einordnen könnte, ist außerordentlich verbreitet, so dass man sich stets bemühte, um jeden Preis das Schema durchzuführen, auch wenn man offenbar den Thatsachen damit Gewalt anthut. Gelegentliche Hinweise auf das Unzweckmäßige dieser Art der Schematisierung haben keinen Erfolg gehabt.

Wir wollen die alten Namen völlig fallen lassen, die viel Verwirrung gestiftet haben, und einfach das Problem diskutieren: Wie lassen sich die Lichtsinnzellen der Wirbeltiere zwanglos klassifizieren, wenn man als klassifikatorisches Moment lediglich den Bau der Zellen verwendet?

§ 26. Die zahlreichen Einzelheiten, die im Bau der Sehzellen zu unterscheiden sind, geben genügende Anhaltspunkte für eine Einteilung. Wir können zunächst vier Hauptmomente benutzen:

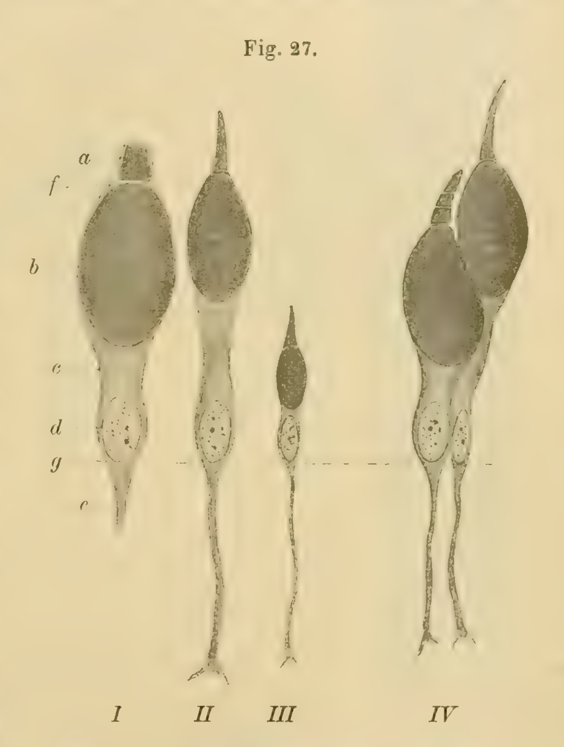
1. die Außenglieder,
2. die Innenglieder,
3. die Zellkörper und
4. die Art der Verbindung der Zellkörper mit den centripetal gelegenen Ganglienzellen.

Die Außenglieder sind sehr verschieden gestaltet, sie können cylindrisch sein, wie es für die »Stäbchen« z. B. beim Menschen, bei der Ratte, bei vielen Fischen, beim Frosch u. s. w. zutrifft. Wie sie aber auch die »Zapfen« aus der Fovea centralis des Menschen zeigen und ebenso die meisten »Zapfen« aus der Retina der Taube und z. B. der Geckonen. Sie können andererseits kegelförmig gestaltet sein, d. h. die Form zeigen, die für die »Zapfen« in der Netzhautperipherie des Menschen, die ferner für viele Sauropsiden (Chamäleon, Eidechse, Sperling u. s. w.) bekannt, und überhaupt bei sehr vielen der Gebilde, die üblicherweise als Zapfen bezeichnet werden, z. B. bei Perca und anderen Fischen, bei Rana, Triton u. s. w. in charakteristischer Weise vorhanden ist. Mit den Bezeichnungen »cylin-

drisch« und »kegelförmig« sind natürlich nur zwei besonders typische Formen herausgegriffen, zwischen denen mancherlei Übergänge vorkommen können und auch vorkommen. Jedenfalls aber muss man noch als besondere Gruppe die Außenglieder mit fadenförmig ausgezogenem Ende hinstellen, wie sie z. B. beim Hecht (Esox) vorkommen und sich auch unter den Amphibien, z. B. bei Siredon pisciformis finden.

Die Innenglieder bieten noch weit größere tiefgreifendere Unterschiede in den einzelnen Wirbeltierklassen. Bei den Außengliedern handelte es sich im wesentlichen nur um Unterschiede in der Form, während der Bau keine Besonderheiten aufwies: die Außenglieder bestehen aus stark lichtbrechender Substanz, die in frischem Zustande anscheinend überall homogen erscheint und vielfach durch Sehpurpur oder ähnliche Farbstoffe gefärbt ist. Die Innenglieder aber bieten stets noch morphologische Besonderheiten.

Fig. 27.

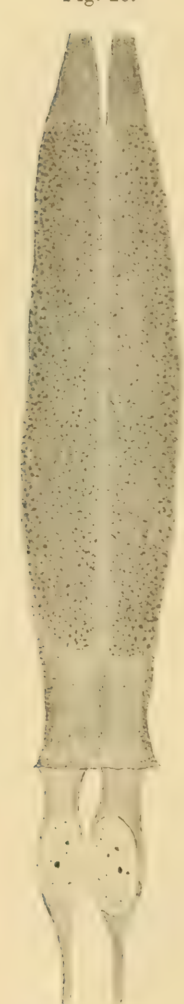


Zapfen von der Plötze (Leuciscus rutilus) nach Greeff.
I Großer Zapfen; *a* Außenglied (unvollständig); *b* Ellipsoid; *c* Myoid; *d* Kern; *e* Faser; *f* Hülle; *g* Membrana limitans externa; *II* schlanker Zapfen; *III* kleiner Zapfen; *IV* Doppelzapfen.

Was zunächst die Formen anlangt, so gilt als ein sehr typischer Fall die Gestaltung, bei der das Innenglied dicker als das Außenglied und von bauchiger Gestalt ist. So trifft man es bei den »Stäbchen« des Menschen und des Schweines, bei den »Zapfen« der Netzhautperipherie des Menschen, den »Zapfen« der meisten Fische, der Amphibien und Säugetiere, auch eine der beiden Stäbchenarten des Frosches hat derartige, leicht bauchige Innenglieder. Demgegenüber fehlt es auch nicht an Formen, deren Innenglied dünner als das Außenglied ist, im extremen Falle sogar fadenartig dünn ist, wie dies bei den »Stäbchen«-Innengliedern der Fische der Fall ist. Viel dünner als das Außenglied, wenn auch nicht gerade fadenförmig, sind die Innenglieder der grünen Stäbchen des Frosches.

Auch der Fall ist realisiert, dass kein nennenswerter Unterschied in der Form und Dicke zwischen Innen- und Außenglied besteht, z. B. bei den »Stäbchen« der Ratte und des Sperlings. Auch bei den »Zapfen« aus der Fovea centralis des Sperlings sind die Innenglieder von demselben Durchmesser, wie die Außenglieder an der Basis, und erfahren nur gegen die Limitans externa hin eine geringe gleichmäßige Verjüngung.

Fig. 28.



Innenglieder eines Zwillingszapfens vom Barsch, in derselben Vergrößerung wie Fig. 26 und 27. Die Innenglieder sind miteinander verschmolzen.

Was den Bau der Innenglieder anlangt, so enthalten sie zunächst anscheinend alle ein Gebilde, das wir als Ellipsoid bezeichnen wollen, obgleich seine Gestalt nur selten diese Bezeichnung rechtfertigt. Über die Bedeutung dieses Gebildes ist nichts bekannt, die Gestalt wechselt von der einer Halbkugel (Stäbchen von Rana) zu der eines Ellipsoids (z. B. Zapfen der Plötze oder des Sperlings) oder der eines Cylinders mit schwach gewölbten Endflächen (Stäbchen vom Sperling). In der Litteratur ist dieses Gebilde unter sehr verschiedenen Namen beschrieben (vgl. Greeff). Vom Standpunkte einer vergleichenden Betrachtung aus bietet es nichts interessantes. Außer dem Ellipsoid finden sich in vielen Innengliedern, soweit sie zu sogenannten »Zapfen« gehören, Ölkugeln, die häufig durch Lipochrome gefärbt sind.

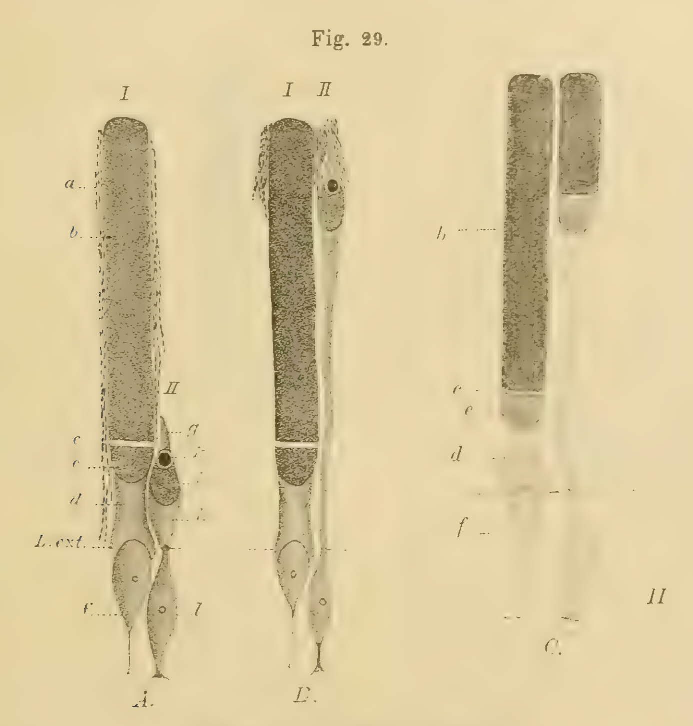
Auch die weiteren Struktureigentümlichkeiten der Innenglieder, das Vorkommen noch anderer sphäroidischer Körper außer Öltropfen und Ellipsoid haben zurzeit nur ein speciell histologisches Interesse, und können daher hier nicht näher besprochen werden.

Die Zellkörper bieten bei vergleichender Betrachtung wenig bezeichnendes für eine Einteilung. Sie bestehen stets aus einer kugligen oder ellipsoidischen Anschwellung, die den Kern enthält, der nach Größe und Chromatinverteilung große Verschiedenheiten zeigen kann, ohne dass hierauf typische Unterschiede basiert werden könnten. Etwas charakteristischer ist die Art der Verbindung dieses kernhaltigen Zellabschnittes, mit den Endelementen, den Reizrezeptoren einerseits, andererseits mit jenem Zellabschnitt, der die Verbindung mit den centripetalen Ganglienzellen vermittelt.

Diese Verbindungsstücke können entweder fadenartig dünn sein oder einen nennenswerten Durchmesser besitzen. Es kann der Kernabschnitt ohne Schaltstück auf die Endelemente folgen, wie das

zum Teil bei den »Zapfen« vieler Tiere, z. B. des Menschen außerhalb der Macula lutea, bei den Sauropsiden, Amphibien und Fischen, ebenso auch bei den Stäbchen des Frosches und mancher der Selachier der Fall ist. Es kann dieses Schaltstück zwischen Endelement und Kernstück lang ausgezogen sein, wie z. B. bei den »Stäbchen« der Säugetiere, bei den »Zapfen« aus der Macula lutea des Menschen wie vieler Säugetiere mit Area centralis, bei den »Zapfen« der Area centralis der Vögel. Die sogenannten HENLE'schen Fasern sind ja nichts anderes, als derartige lange, meist fadenartige Schaltstücke.

Fig. 29.



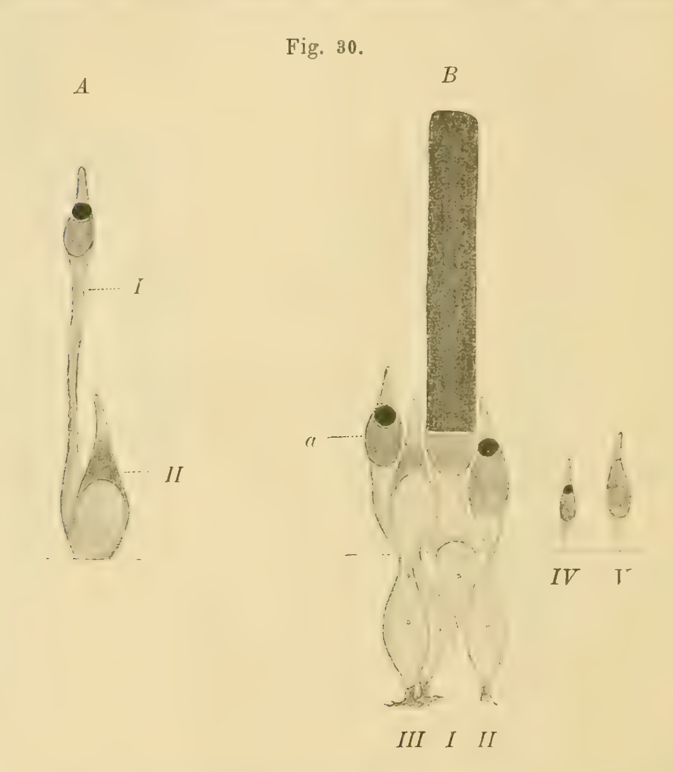
Sehelemente des Frosches nach GREEFF.
A Lichtfrosch; *B* Dunkelfrosch; *C* rotes (*I*) und grünes (*II*) Stäbchen.
a Fortsätze der Pigmentzellen; *b* Außenglieder der Stäbchen; *c* helle Zwischenscheibe; *d* Innenglied mit *e* Stäbchenellipsoid; *f* Stäbchenkorn; *g* Zapfenaußenglied; *h* Zapfeninnenglied; *i* Zapfenellipsoid; *k* Ölkugel; *l* Zapfenkorn; *L. ext.* Limitans externa.

Die Länge dieses Schaltstückes sowohl wie die Länge des Verbindungsstückes des Kernbezirkes mit dem centripetalen Endapparat der Lichtsinnzelle ist ganz offenbar von Verhältnissen der räumlichen Anordnung abhängig, worauf wir weiter unten noch zurückkommen.

Endlich ist klassifikatorisch wichtig die Art und Weise, wie das Endelement mit den centripetalen Ganglienzellen in Verbindung tritt. Hier giebt es, so viel wir bisher wissen, nur zwei Arten der Verbindung. Entweder

endet die Lichtsinnzelle mit einem Endknopf, der mit den Dendriten einer »inneren Körnerzelle«, d. h. einer der nächsten centripetalen Ganglienzelle in Verbindung tritt, wobei es charakteristisch ist, dass eine große Anzahl von Sinneszellen mit einer Ganglienzelle in Verbindung tritt; oder die Endigung der Sinneszelle hat den Charakter eines Dendriten, der mit den Dendriten einer centripetalen Ganglienzelle funktionelle Verbindungen eingeht; ob diese anatomisch als Verbindungen per continuitatem oder per contiguitatem

Fig. 30.



Zapfen der Froschnetzhaut nach Greeff.
A in Dunkelstellung; *I* Hauptzapfen mit stark gestrecktem Myoid; *II* Nebenzapfen; *B* in extremer Lichtstellung; *II* einfacher Zapfen mit Ölkugel; *III* Doppelzapfen, nur der Hauptzapfen hat eine Ölkugel; *IV* kleiner einfacher Zapfen mit Ölkugel; *V* einfacher Zapfen ohne Ölkugel; *a* Ellipsoid.

anzusehen sind, kann für unsere Zwecke dahingestellt bleiben. Für die Verbindung dieser dendritisch endenden Sinneszellen ist bezeichnend, dass sie meist nur mit je einer centripetalen Ganglienzelle erfolgt, nur die sogenannten Riesen-Bipolaren können mehrere dendritische Fußstücke von Sehzellen aufnehmen.

§ 27. Lässt man die Formverschiedenheiten der Zellkörper als zu wenig typisch beiseite, und verwendet nur die Formen der Außenglieder,

Innenglieder und Fußstücke zur Gruppierung, so ergeben sich folgende Kombinationsmöglichkeiten.

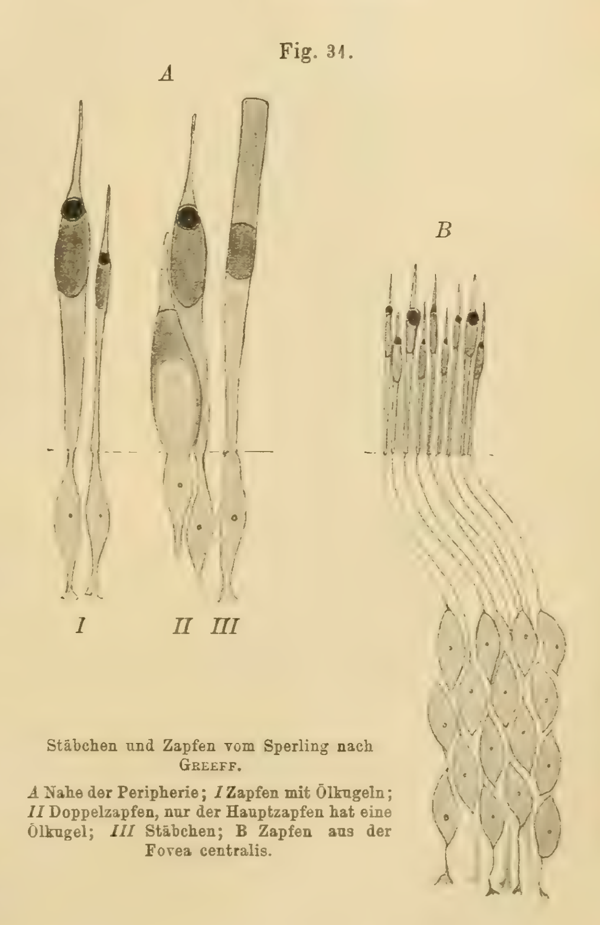
Außenglied: Cylindrisch, konisch oder fadenförmig
= 3 Möglichkeiten.

Innenglied: Cylindrisch, bauchig, fadenförmig
= 3 Möglichkeiten.

Fußstück: Knopfartig oder dendritisch
= 2 Möglichkeiten.

Das giebt als Zahl der möglichen Kombinationen $3 \cdot 3 \cdot 2 = 18$. Nicht alle Kombinationen sind bekannt, die folgende Zusammenstellung zeigt nur 10 Gruppen von den 18.

Fig. 31.



Stäbchen und Zapfen vom Sperling nach Greeff.

A Nahe der Peripherie; *I* Zapfen mit Ölkugeln; *II* Doppelzapfen, nur der Hauptzapfen hat eine Ölkugel; *III* Stäbchen; B Zapfen aus der Fovea centralis.

Wenn man in dieser Art vorgeht, so erhält man Gruppen, die unter einander schon immerhin mehr morphologische Merkmale gemeinsam haben, als in den Bezeichnungen »Stäbchen« und »Zapfen« liegt, wenn man diese als Universalbezeichnungen für die Sehelemente der Wirbeltiere verwendet; trotzdem enthalten auch die derart aufgestellten 10 Gruppen von Sehelementen jede noch recht verschieden gestaltete Elemente. Was aber bedeutsamer ist, das ist der Umstand, dass in diesem Schema noch keineswegs alle bekannten Sehelemente der Wierbeltiere zwanglos untergebracht werden können, z. B. die Sehelemente von Petromyzon, Siphonops, Typhlops, Talpa, die (roten) »Stäbchen« des Frosches, lassen sich ohne Gewalt kaum in irgend eine der Gruppen einordnen.

Morphologische Klassifikation der Lichtsinnzellen der Wirbeltiere.

I. Außenglieder cylindrisch:

a) Innenglieder cylindrisch.

1. Fußstück knopfartig: z. B. sogenannten »Stäbchen« der Ratte (Fig. 33), »Stäbchen« der Selachier.
2. Fußstück dendritisch: z. B. »Stäbchen« vom Sperling, »Zapfen« der Macula beim Menschen (Fig. 34 *VI*).

b) Innenglieder bauchig:

3. Fußstücke knopfartig: z. B. »Stäbchen« des Menschen.
4. Fußstücke dendritisch: z. B. »Zapfen« der Taubenretina.

c) Innenglieder fadenförmig, z. B.:

5. Fußstücke knopfartig: z. B. »Stäbchen« von Perca (Fig. 26 II), Esox, Chondrostoma.
6. Fußstücke dendritisch: z. B. grüne »Stäbchen« des Frosches.

II. Außenglieder konisch:

a) Innenglieder cylindrisch:

7. Fußstücke dendritisch: z. B. »Zapfen« aus der Fovea centralis des Sperlings, »Stäbchen« von Siredon.

b) Innenglieder bauchig:

8. Fußstücke dendritisch: z. B. »Zapfen« beim Menschen außerhalb der Macula lutea, Vögel außerhalb der Area, »Zapfen« vieler Fische u. s. w.

III. Außenglied fadenförmig:

a) Innenglieder cylindrisch:

9. Fußstücke dendritisch (?): z. B. »Zapfen« von Esox.

b) Innenglieder bauchig:

10. Fußstücke dendritisch, z. B. »Zapfen« von Siredon.

§ 28. Wir kommen also zu dem Resultat, dass man von morphologischen Gesichtspunkten aus eine ganze Menge Typen von Sehzellen aufstellen muss, dass aber eine Einteilung in Stäbchen und Zapfen für vergleichende Zwecke ganz unbrauchbar ist, da die beiden Kombinationen von Eigenschaften, die in dem extramakularen Bezirk der menschlichen Retina vorkommen und zur Aufstellung der beiden Typen geführt haben, keine notwendigen Verbindungen der einzelnen Elemente: Gestaltung der Außen- und Innenglieder, des Fußstückes, darstellen, dass diese Elemente vielmehr in sehr verschiedenartigen Kombinationen auftreten können.

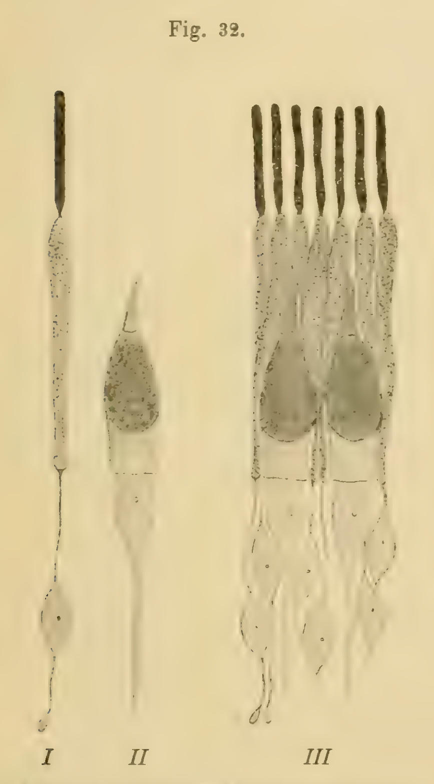
Morphologisch finden wir eine Vielheit der Typen und es ist lediglich eine Sache des Taktes, wieviel derartige Typen man aufstellen will.

Ist es aber vielleicht möglich, von physiologischem Gesichtspunkte aus eine Gruppierung vorzunehmen, die weniger auf die äußerlichen Momente der Gestattung als auf die Leistung Wert legt und so zu einer einheitlicheren Auffassung führt?

Es scheint wohl, dass ein solcher Versuch Erfolg haben könnte.

Wir kennen durch die Untersuchungen am Menschen, die uns hier auch für die Zwecke der vergleichenden Physiologie leiten müssen, tief-

Fig. 32.



Stäbchen und Zapfen vom Schwein nach GREEFF.
I isoliertes Stäbchen; *II* isolierter Zapfen; *III* Gruppe von Stäbchen und Zapfen.

Fig. 33.

Stäbchen der Ratte nach GREEFF.
Dicke der Stäbchen 0,75 μ, Außenglied etwa dreimal so lang wie das Innenglied.

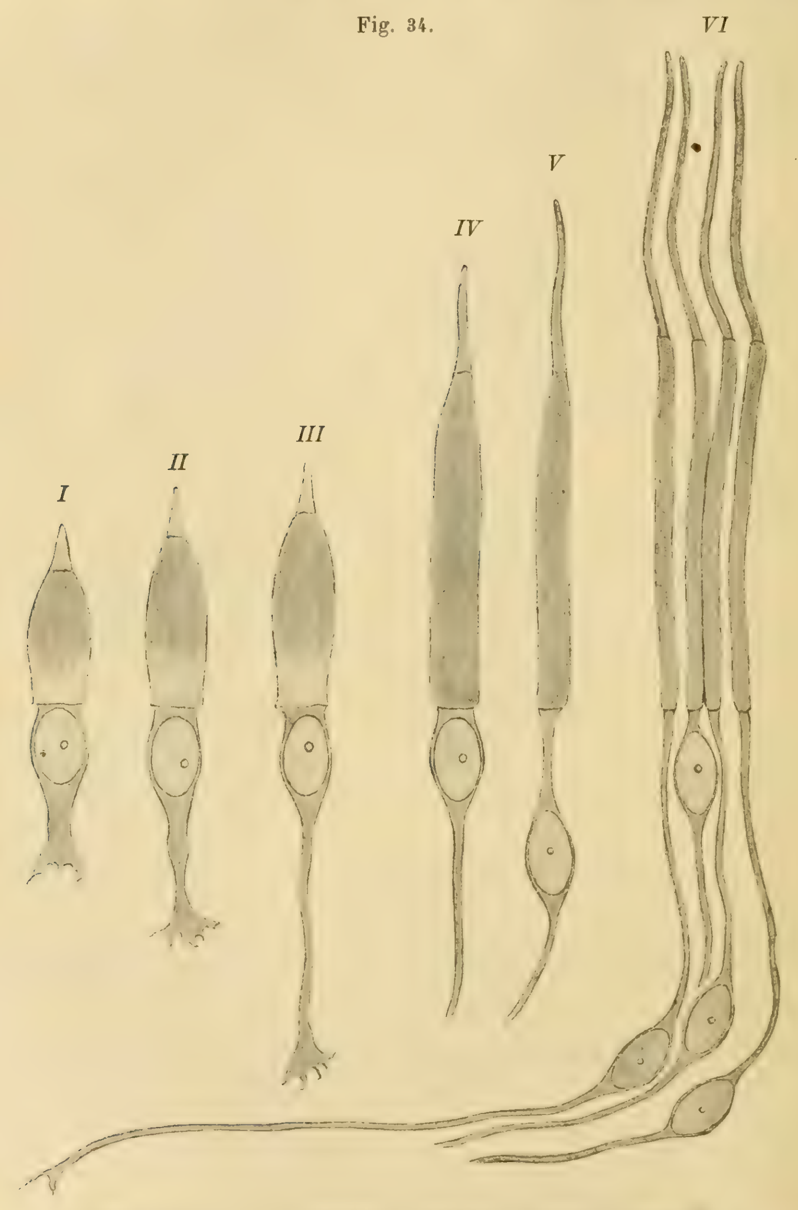
greifende physiologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Bezirken der Retina, die parallel gehen mit den baulichen Verschiedenheiten, mit den Unterschieden in der Verteilung von »Stäbchen« und »Zapfen«.

In drei Punkten unterscheiden sich bekanntlich Netzhautperipherie und Macula lutea funktionell wesentlich von einander.

In dem Schwellenwert, in der Fähigkeit Formen oder Bewegungen zu sehen, und in der Farbentüchtigkeit.

Die Netzhautperipherie hat ungemein niedrige Schwellenwerte, so dass unterhalb einer gewissen Lichtintensität sie allein die Lichtempfindung vermittelt, während das Centrum schon nichts mehr sieht. Die Netzhautperi-

Fig. 34.



Zapfen aus verschiedenen Gegenden der Netzhaut des Menschen nach GREEFF.
I Dicht an der Ora serrata; *II* 3 mm von der Ora serrata; *III* Mitte zwischen Ora serrata und Papilla; *IV* Peripherie der Macula lutea; *V* Macula lutea; *VI* Fovea centralis.

pherie hat ferner ein besonders hohes Vermögen in der Wahrnehmung von Bewegungen, dagegen sehr geringe Fähigkeiten wenn es sich um das Erkennen von Formen handelt; gerade umgekehrt wie das Netzhautcentrum, bei dem die Fähigkeit Formen scharf getrennt zu erkennen in höchstem Maße entwickelt ist.

Die Farbentüchtigkeit ist in der Macula lutea am größten, um von da nach außen abzunehmen, wobei zuerst die Fähigkeit erlischt grün und rot, später die blau und gelb zu erkennen. Welche anatomischen Befunde gehen diesem physiologischen Verhalten parallel?

Die Höhe des Schwellenreizes ist eine Eigentümlichkeit, die wir in erster Linie auf das Endorgan beziehen müssen, auf den Teil der Sehzelle, in dem der Lichtreiz in Erregung lebendiger Substanz ungewandelt wird, und hier finden wir denn entsprechend der Abnahme des Schwellenreizes nach der Peripherie hin eine Zunahme der als »Stäbchen« bezeichneten Elemente, während die Macula lutea, deren Schwellenreiz am höchsten ist, nur sogenannte »Zapfen« enthält.

Es ist nicht ohne weiteres zu behaupten, dass der niedrige Reizwert, bei dem die Peripherie schon Lichtempfindungen vermittelt, nur auf der außerordentlich tiefen Reizschwelle des einzelnen »Stäbchens« beruht, es könnte auch die Verbindung zahlreicher Elemente mit einer centripetalen Ganglienzelle derart wirken, dass durch Summation einzelner Erregungszustände, die einzeln nicht stark genug wären die Ganglienzelle (Bipolare) zu erregen, eine wirksame Erregung zu stande käme.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist die Funktion des Formensehens bezw. Bewegungssehens nicht als die Leistung eines einzelnen Sehelementes verständlich, mag dies ein »Zapfen« oder ein »Stäbchen« sein. Der Unterschied im Formen und Bewegungssehen muss offenbar in der Art der Verknüpfung der Endelemente mit den centripetalen Zellen seine Ursache haben. Auch hier liefert die Histologie den erwarteten Unterschied von Peripherie und Centrum. Die Art der Verbindung einer Lichtsinnzelle kann man aus dem Bau ihres Fußstückes erkennen: die Sehzellen, deren Fußstück knopfartig endet, stehen in größerer Zahl mit einer Bipolare in Verbindung, die dendritischen Fußstücke verbinden sich meist nur einzeln mit einer Bipolare, nur die Riesenbipolaren nehmen mehrere dendritische Fußstücke auf.

Ohne weitere Spekulationen darüber durchzuführen, wie es kommt, dass die Wirkung einer summierenden Leitung als Bewegungssehen, die einer isolierten Leitung als Formensehen zum Ausdruck kommt, wollen wir diesen Parallelismus zwischen Form und Funktion hinnehmen und danach unsere vergleichenden Vorstellungen über die wahrscheinlichen Leistungen der einzelnen Netzhäute und Netzhautpartien einrichten. Die Prinzipien, nach denen eine Vergleichung der Leistungen verschiedener Sehepithelien möglich

ist, werden weiter unten auseinandergesetzt werden, hier handelt es sich nur um die Möglichkeit einer physiologischen Gruppierung der Sehzellen.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, kann man die Stäbchen definieren als Sehelemente mit sehr niedriger Reizschwelle und summierender Leitung, die in einem knopfförmigen Fußstück ihren Ausdruck findet. Nur das zweite Moment ist histologisch feststellbar.

Die Zapfen würden dann definiert sein als Sehelemente von hohem Schwellenwert und isolierter Leitung, die in einem dendritischen Fußstück ihren Ausdruck hat. Da wir die Höhe der Reizschwelle der Sehelemente der Tiere nicht kennen, weder absolut im Vergleich mit der des Menschen, noch relativ zum Vergleich der verschieden gestalteten Elemente derselben Netzhaut, so können wir stets nur das eine der beiden Kriterien feststellen, das knopfförmige oder dendritische Fußstück. Einer theoretischen Überlegung erscheint aber der Zusammenhang von niederer Reizschwelle und summierender Leitung einerseits, von hoher Reizschwelle und isolierter Leitung andererseits keineswegs als notwendig, wir können uns recht gut vorstellen, dass ein Sehelement mit niederer Reizschwelle auch isolirte Leitung hätte, und umgekehrt, dass Sehelemente von hoher Reizschwelle summierend abgeleitet würden, und würden dementsprechend vier physiologische Typen bekommen.

Wenn man die liebgewordenen Bezeichnungen der Stäbchenzellen und Zapfenzellen aufrechterhalten will, so würde das jetzt möglich sein, wenn man unter Stäbchenzellen die Sehzellen (höchst verschiedener Form) versteht, die knopfförmige Fußstücke haben und summierend abgeleitet werden; als Zapfenzellen würden Sehzellen zu bezeichnen sein, die (bei höchst verschiedenen Formen) mit dendritischen Fußstücken enden und isoliert abgeleitet werden.

Der Fall der Riesenbipolaren, die mehrere dendritische Fußstücke aufnehmen, zeigt deutlich, dass auch diese Art der Unterscheidung nur cum grano salis zu nehmen ist.

In der Definition der »Stäbchen«- und »Zapfen«-Zelle steckt also kein Moment, das auf die Höhe der Reizschwelle Beziehung hätte, es steckt auch nichts darin, was auf den beim Menschen vorhandenen Unterschied der Stäbchen und Zapfen als Hell-Dunkelapparat und Farbenapparat hindeutete. Dieses letztere Moment ist ja kaum einer objektiven Untersuchung zugänglich und muss bei vergleichenden Untersuchungen daher ausscheiden.

Die Höhe der Reizschwelle ließe sich vielleicht experimentell ermitteln und wir würden dann erwarten »Stäbchen« mit hoher und niederer Reizschwelle zu finden, und ebenso »Zapfen« mit hoher und niederer Reizschwelle. Der Streit, ob den Dunkeltieren die Zapfeln fehlen, ist größtenteils ein Definitionsstreit und müsste auf Grund einer derartigen Analyse dessen, was ein Stäbchen und was ein Zapfen ist, von neuem aufgenommen

werden, er wird aber durch einfache histologische Untersuchung kaum lösbar sein, da die Reizschwelle sich eben nur physiologisch bestimmen lässt.

§ 29. Die Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Sehzellen wird besonders deutlich werden durch einen Überblick der wesentlichsten Formen, die in den einzelnen Wirbeltierklassen vorkommen.

Bei den Cyclostomen (Objekte: Petromyzon planeri und Myxine glutinosa 23 und 44) findet sich der Form nach nur eine einzige Art von Sehzellen, deren Außenglieder kegelförmig sind. An der Basis der Außenglieder liegt je ein heller Fleck, vielleicht eine Vacuole. Die Innenglieder verjüngen sich rasch und stehen mit dem Zellkörper nur durch einen feinen Fortsatz in Verbindung. Der centripetale Fortsatz des Zellkörpers tritt in direkte Verbindung mit einer Ganglienzelle. Die Verbindung per continuitatem ist sehr deutlich, es treten mehrere Fußstücke der Sehzellen mit einer leitungvermittelnden Ganglienzelle in Verbindung. Es scheint als bestehe zwischen den Sehelementen ein morphologisch nicht nachweisbarer Unterschied, indem ein Teil Sehpurpur enthält, ein anderer Teil nicht. Die Unterscheidung zweier Arten von Sehelementen ist bei Petromyzon marinus auch schon anatomisch möglich. H. Müller beschreibt hier neben lang gestielten Elementen, die als »Zapfen« bezeichnet werden und in geringer Zahl anzutreffen sind, größere Mengen kurzer etwas abweichend gestalteter Elemente.

Die Sehzellen der Selachier sind nicht häufig untersucht worden. Leydig beschreibt bei Haien und Rochen nur eine Art von Sehzellen (als »Stäbchen« bezeichnet), Krause wies »Zapfen« bei Scyllium canicula nach, und Heinemann (30) beschreibt bei Narcine zwei Arten Sehzellen, deren eine (Stäbchen) gewaltig überwiegt über die viel kürzeren »Zapfen«. Hesse (200) giebt wieder nur eine Art Sehzellen an, deren Endelemente als »Stäbchen« aufgefasst werden. Retzius (214a) findet bei Acanthias »Stäbchen« und »Zapfen«, deren letztere er aber nicht näher beschreibt.

Die Außenglieder sind cylindrisch und spitzen sich vitrad kegelförmig zu, so dass sie nur durch ein fadendünnes Verbindungsstück mit den Innengliedern verbunden siud. An den Innengliedern ist häufig keinerlei besondere Differenzierung zu erkennen, z. B. bei Chimaera monstrosa, bei anderen Formen kommen, zum Teil neben undifferenzierten Elementen (Acanthias), Innenglieder vor, bei denen der sklerale Teil sich dunkler färbt wie die Andeutung eines linsenförmigen Körpers. Diese dunklere Zone grenzt sich bei Pristiurus melanostomus, Scyllium, Acanthias vulgaris und Raja asterias mit einer geraden Linie gegen den helleren Teil ab, bei Torpedo ist keine scharfe Trennung vorhanden, es findet ein allmählicher Übergang statt. Die Kernabschnitte der Zellkörper können z. B. bei Torpedo marmorata sich sogar über die Limitans externa sclerad vorwölben.

§ 30. Bei den Teleostiern herrscht große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Sehzellen. Überall finden sich Gebilde mit cylindrischem Außenglied und fadenförmigem Innenglied, das an seiner Verbindungsstelle mit dem Außenglied einen sehr verschieden gestalteten linsenförmigen Körper enthält. Dieser Typus erleidet aber mehrfache Variationen, so kommen z. B. bei Gobio fluviatilis zwei Arten solcher Elemente vor, von denen eine Sorte sehr kurze cylindrische Außenglieder und lange Innenglieder hat, während die Außenglieder der anderen Art ca. 3mal länger, dafür die Innenglieder fast ebensoviel kürzer sind, so dass die Gesamtlänge bei beiden annähernd dieselbe ist.

Beim Hecht (Esox 19) ist das Innenglied überhaupt sehr kurz gegenüber dem 94—100 μ langen cylindrischen Außengliede.

Auch Sehelemente mit kegelförmigen Außengliedern sind bei den Teleostiern anscheinend fast allgemein verbreitet, ihre Innenglieder sind stark bauchig und die Kerne liegen häufig sklerad von der Limitans externa, z. B. bei der Plötze (Greeff, s. Fig. 27). Die Innenglieder enthalten stets große linsenförmige Körper, die meist die Gestalt von Ellipsoiden haben. Größenunterschiede dieser Sehelemente sind oft in derselben Netzhaut so bedeutend, dass die Elemente ganz verschieden aussehen.

Endlich kommen noch Sehelemente mit fadenförmigem Außenglied vor, wie z. B. beim Hecht (19).

Außer diesen einfachen Sehzellen finden sich bei Teleostiern sehr verbreitete Gebilde, die auch sonst in den meisten Wirbeltierklassen, die Säugetiere ausgenommen, vielfach vorkommen, es sind Doppel-Sehzellen.

Wir können zwei Typen solcher Doppelelemente unterscheiden, je nachdem die beiden Komponenten gleich groß und überhaupt gleichgebaut sind, oder eine Komponente als Hauptelement, die andere als Nebenelement imponiert. Im ersteren Falle sprechen wir von Zwillingselementen, im anderen von Doppelelementen.

Die Zwillingselemente finden sich vielfach in großer Zahl. Bei Esox sind vielleicht alle die erwähnten Elemente mit fadenförmigem Außenglied Zwillinge, jedenfalls ist die überwiegende Mehrzahl derart gekoppelt (19), auch bei anderen Formen, z. B. Perca (Fig. 28), kommen große Zwillingsgebilde vor, die im ganzen Verlauf ihrer Innenglieder mit einander verwachsen sind.

Den Besitz von Doppelelementen hat man den Teleostiern häufig abgesprochen, aber sie kommen auch vor, z. B. sind die großen Doppelelemente der Plötze (Fig. 27) unzweifelhaft aus Haupt- und Nebenelement zusammengesetzt. Die Verwachsung beschränkt sich hier auf einen kurzen Abschnitt des Innengliedes. Große Unterschiede im Bau, wie sie später z. B. bei Sauropsiden vorkommen, fehlen hier noch zwischen den Komponenten des Doppelelements.

Die Zellkörper sind recht verschieden gestaltet und besonders die Lage des Kernstückes variiert erheblich.

Die Kerne zeigen typische Verschiedenheiten, je nachdem sie zu einem Element mit cylindrischem oder konischem Außengliede gehören.

§ 31. Die Sehzellen der Amphibien sind in ihrem einen Vertreter, dem Frosch, vielfach untersucht worden, aber die Verhältnisse, die er zeigt, sind durchaus nicht für alle Ordnungen der Amphibien gültig. Wir wollen den Frosch nur als Vertreter der Anuren auffassen.

Die Hauptmasse der Sehelemente stellen die gewaltigen cylindrischen Außenglieder der Gruppe von Sehzellen dar, die gewöhnlich als Stäbchen bezeichnet werden. Sie kommen in zwei Formen vor, die in der überlebenden Retina als rote und grüne Stäbchen unterschieden werden und anatomisch viele Differenzen zeigen. Die erste Art der Sehelemente hat relativ kurze Außenglieder (ca. 34 μ) von erheblicher Dicke (ca. 6,13 μ) und ihre Innenglieder sind fadenförmig, oder doch jedenfalls außerordentlich viel dünner, als die Außenglieder, und sehr lang. Am skleralen Ende enthält das Innenglied einen linsenförmigen Körper.

Die zweite Art der Sehelemente ist in den Außengliedern ebenso dick wie die erste, doch sind diese Stücke doppelt so lang wie die Außenglieder des ersten Typus. Die Innenglieder sind breit und kurz und enthalten ein Ellipsoid, wie der erste Typ.

Von diesen »stäbchenartigen« Gebilden schon durch die Größe wesentlich verschieden sind die folgenden 3 oder 4 Typen »zapfenartiger« Sehelemente.

Es sind zunächst Gebilde mit kegelförmigem Außenglied, relativ großem ellipsoidisch geformtem »linsenförmigen Körper« und einem fast cylindrischen, nur wenig verjüngten Innengliede (Fig. 30 *B V*).

Als vierter Typus finden sich Sehelemente, die etwas größer wie Typus III, ihm sonst aber in der Form ähnlich sind, der Unterschied beruht darauf, dass sie im skleralen Teil des linsenförmigen Körpers noch eine Ölkugel enthalten (Fig. 30 *B II*). Dieser Typus kommt in zwei so verschiedenen Größen vor, dass man sie wohl als zwei verschiedene Typen trennen könnte, so dass die kleinen öltropfenhaltigen »Zapfen« als Typus IV zu bezeichnen wären (Fig. 30 *B IV*). Endlich kommen, als Typus VI, Doppelelemente vor, deren Hauptelement nach der Art des Typus IV gestaltet ist, während das Nebenelement aus konischem Außengliede und bauchigem Innengliede besteht und an dem vitralen Ende des Innengliedes einen großen ellipsoidischen Körper trägt, der kein »linsenförmiger Körper« ist, sondern als Oval zu bezeichnen wäre. Der Unterschied von Oval und linsenförmigem Körper soll derart durchgeführt werden, dass letzterer sich mit Osmiumsäure schwärzt, während ein Oval durch dieses Reagens

nur schwach gefärbt wird; durch Jod wird das Oval orange oder weinrot gefärbt, während der linsenförmige Körper sich gelb oder braungelb färbt. Ohne Zusatz von Reagentien unterscheidet sich das Oval durch geringeres Lichtbrechuungsvermögen von dem Corpus lentiforme. Die Zellkörper für alle fünf Typen von Sehelementen liegen in wenigen Reihen dicht unter der Limitans externa.

Die Fußstücke sind bei allen fünf Typen, sowohl den stäbchenähnlichen wie den zapfenähnlichen, dendritisch gestaltet.

Wir haben also unter Berücksichtigung der Gestaltung der Sehelemente fünf Typen, bei Verwendung des funktionell bedeutsamen Momentes: der centripetalen Verbindung der Sehzellen, aber nur einen einzigen Typus, der durch die dendritischen Fußstücke charakterisiert ist.

Über die Verteilung der Sehelemente bei den übrigen Amphibien wissen wir wesentlich schlechter Bescheid. Unter den Urodelen findet man die großen »Stäbchen« zum Teil in noch größeren Dimensionen wie beim Frosch.

So beträgt die Dicke der Außenglieder dieser Elemente beim Tlaconetl (Spelerpes) nach Heinemann (30) 20 μ. Es ist nicht von genügendem Interesse, bis ins einzelne auf den Bau der Sehelemente einzugehen. Heinemann beschreibt für Spelerpes vier Typen stäbchenartiger Gebilde, ferner zwei zapfenartige Typen, deren einer in bauchigem Innenglied einen linsenförmigen Körper und ein Oval, der andere in dem längeren schlankeren Innenglied nur einen linsenförmigen Körper enthält. Als siebenter Typus kommen dann noch Doppelzapfen vor, die aus Vereinigung der beiden anderen Zapfentypen hervorgehen. Ähnlich sind die Verhältnisse bei Amblystoma (Axolotl), bei dem aber noch ein weiterer Zapfentypus vorkommt.

Bei Triton, dessen sog. »Stäbchen« auch größer als die des Frosches sind, weist das Innenglied die Eigentümlichkeit auf, dass es außer dem linsenförmigen Körper auch noch ein Oval enthält, was bei »Zapfen« ja nichts außergewöhnliches, bei »Stäbchen« aber doch bemerkenswert ist.

Bei Siredon pisciformis ist außer den großen »Stäbchen« eine Gruppe von »Zapfen« interessant, die lange, feine, fadenförmige Außenglieder haben, wie sie beim Hecht in ähnlicher Weise vorkommen. Die bauchigen Innenglieder enthalten linsenförmigen Körper und Oval.

Zu den Urodelen gehört auch der Grottenolm (Proteus anguineus), dessen rudimentäres Auge Sehelemente enthält, die auf äußerst niederer Stufe der Ausbildung stehen. Die Kegelform herrscht vor, viele Sehzellen haben auch beim erwachsenen Tier noch gar keine Sehelemente differenziert.

Etwas höher entwickelt, aber auch noch sehr primitiv, sind die Sehzellen des einzigen Vertreters der Gymnophionen, von dem wir näheres wissen. Es ist Siphonops annulata, deren Augen gleichfalls, entsprechend der Lebensweise, ziemlich stark rudimentär sind.

§ 32. Schon bei den Amphibien wurde betont, dass, trotz der großen Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung der Sehelemente, die Fußstücke der Sehzellen, soweit wir wissen, alle gleich, alle dendritisch gestaltet sind. Auch bei den Reptilien scheint dasselbe Verhältnis obzuwalten, auch hier wissen wir nichts über knopfförmig endende Fußstücke, alle die verschiedenen Formen, die in ziemlicher Willkür bald als Zapfen bald als Stäbchen beschrieben worden sind, haben, was ihre centripetale Verbindung anlangt, alle den Charakter, den wir bei den Zapfen des Menschen finden. Von diesem Standpunkte aus könnte man sagen, die Reptilien besäßen nur Zapfen. Im einzelnen ist die Ausgestaltung der Sehelemente äußerst mannigfaltig.

Bei den Eidechsen finden sich meist kegelförmige, oft sehr fein zugespitzte Außenglieder, daneben aber auch, z. B. bei Anguis fragilis in geringer Zahl und bei den Geckonen (Ascalabotae) ausschließlich, cylindrische, also stäbchenartige Außenglieder.

Die Innenglieder sind bald schlank bald stark bauchig, ihre Unterscheidung in verschiedene Typen ist durch den Besitz oder das Fehlen verschiedenartiger Inhaltskörper ermöglicht.

So haben wir beim Chamäleon nur einen Typus, der am skleralen Ende des Innengliedes einen Öltropfen und am vitralen Ende ein Oval enthält.

Bei Lacerta agilis kommen neben Elementen, die wie bei Chamaeleo beschaffen sind, noch weitere Formen vor, die keine Öltropfen, dafür aber ein sklerad gelegenes Ellipsoid und ein vitrad gelegenes Oval haben. Die Öltropfen des ersten Typus sind gelb, gelbrot oder seltener blassblau gefärbt.

Bei einigen Lacertinen sind die Öltropfen farblos (Xantusiden).

Bei den Geckonen fehlen sie gänzlich. Doppelelemente kommen sowohl bei Lacerten wie bei Ascalaboten vor, bei letzteren von dem gewohnten Bilde insofern abweichend, als die Außenglieder beider Elemente hier völlig cylindrisch sind.

Die Sehelemente der Ophidier bieten nichts sonderlich bemerkenswertes, es fehlen hier Doppelelemente und Öltropfen. Eine mexikanische Art, die der Tropidonotus nahe steht (Heinemann), enthält in den Innengliedern der zapfenartigen Elemente ein diffus verteiltes gelbgrünes Pigment.

Sehr einfach sind die, als rudimentär zu betrachtenden Sehelemente von Typhlops vermicularis, der Wurmschlange, gebaut.

Die Crocodile zeichnen sich durch den Mangel der Öltropfen aus. Die Außenglieder der Sehelemente sind zum Teil stäbchenartig, zum Teil konisch. Die Innenglieder enthalten Ellipsoid und Oval, wobei als Besonderheit auffällt, dass das Ellipsoid (durch Osmiumsäure blauschwarz) vitrad gelegen ist, das Oval (durch Osmiumsäure gelb) dagegen sklerad, also umgekehrt wie gewöhnlich.

Unter den Elementen mit kegelförmigem Außenglied enthält eine Art, die durch bauchige Innenglieder ausgezeichnet ist, nur Ovale, keine Ellipsoide, wie die schlanken »Zapfen«. Die beiden Typen mit kegelförmigem Außenglied vereinigen sich zu Doppelelementen.

Bei den Cheloniern ist es wieder im wesentlichen die Verteilung gefärbter Bestandteile, auf der die Unterscheidung sehr vieler verschiedener Sorten von Sehelementen beruht.

Es treten, bei durchweg konischen Außengliedern, Elemente mit und ohne Öltropfen auf. Von denen ohne Öltropfen enthält ein Teil im skleralen Teil des Innengliedes diffus verteiltes gelbes Pigment, ein anderer nicht.

Bei den ölkugelhaltigen Elementen kommen in sehr verschiedenartiger Verteilung Ovale und Ellipsoide vor, so dass Heinemann (30) vier Arten unterscheidet, dazu kommen noch zwei Arten Doppelzapfen, die einerseits aus je einem ölkugellosen und einem Kugelzapfen andererseits, was allerdings nur bei Testudo beobachtet wurde, aus zwei Kugelzapfen bestehen.

Die Farben der Ölkugeln sind z. B. bei Testudo rubinrot, hellgelb, dunkelgelb, graugrün und farblos, diese Farben kommen in verschiedenen Nuancen bei allen Schildkröten vor.

§ 33. Auch bei den Vögeln richtet sich das Hauptinteresse nicht auf die Formen der Sehelemente, sondern auf die Verteilung der Farben.

Als Außenglieder kommen cylindrische oder, in der überwiegenden Mehrzahl, kegelförmige Gebilde vor. Die cylindrischen Außenglieder sind besonders häufig bei den Eulen, doch überwiegt z. B. bei Strix noctua doch noch die Zahl der kegelförmigen Außenglieder etwas (32).

Bei Nyctaëtos lacteus treten dagegen die kegelförmigen Außenglieder ganz gegen die cylindrischen zurück, die etwa so lang wie bei den Eulen, aber doppelt so dick sind.

An Farben finden sich besonders gelbe und rote Töne, seltener blaue. Kühne (98) konnte aus der Retina des Huhnes drei Farbstoffe extrahieren, die lichtbeständig waren: einen gelbgrünen, den er Chlorophan nennt, einen rein gelben, das Xantophan, und einen purpurfarbenen, das Rhodophan.

Vielfach kommen auch ungefärbte Öltropfen vor, so z. B. bei Cypselus apus, wo etwa ein Drittel hellgelb bezw. farblos erscheint. Farblose Öltropfen finden sich auch sehr verbreitet bei den Nachtvögeln, so hat Nyctaëtos lacteus (Kühne) nur kaum merklich gefärbte Kugeln, bei den Eulen ist die Mehrzahl farblos, daneben kommen aber auch orangerote und hellgelbe Tropfen vor. Auch die scharfblickenden Tagraubvögel haben lebhaft gefärbte Kugeln nur in relativ geringer Zahl, ebenso auch viele Sturniden (Stare).

Über die Zellkörper ist nichts besonderes zu bemerken, dagegen bietet die Ausbildung der Fußstücke noch eine interessante Thatsache. Während die Mehrzahl der Vögel an allen Elementen dendritische Fußstücke hat, besitzen die Nachtraubvögel knopfförmige Fußstücke (Ramon y Cajal).

Morphologisch kann hier kein Zweifel bestehen, dass diese Elemente homolog sind mit Gebilden, die die typischsten »Zapfen« im alten Sinne darstellen, trotzdem haben sie die Eigentümlichkeit, die wir gerade als die am besten bezeichnende der Stäbchen ansahen, offenbar aus funktionellen Gründen angenommen.

§ 34. Die »Stäbchen« und »Zapfen« der Säugetiere bieten wenig bemerkenswertes. Hier ist eine Homologisierung mit den entsprechenden Gebilden des Menschen wohl unbedingt berechtigt. Die Unterschiede beziehen sich wesentlich auf die relativen Längenverhältnisse von Innen- und Außenglied sowie auf die Dicke des Innengliedes im Verhältnis zu jener des Außengliedes.

In manchen Ordnungen, z. B. bei den Nagetieren, verwischen sich die morphologischen Unterschiede der Stäbchen und Zapfen mehr oder weniger vollständig, nur die Unterscheidung durch die Fußstücke bleibt stets möglich. Die Stäbchen haben stets knopfartige Fußstücke, die Zapfen dendritische, wie dies ja auch bei den Fischen der Fall ist.

Die absoluten Dimensionen der Sehelemente sind bei den Wirbeltieren ganz außerordentlich verschieden. So sind die wohlausgebildeten Sehelemente (»Zapfen«) von Anguis fragilis nur 20 μ lang, in der Area centralis des Sperlings messen die Elemente ca. 24 μ. Beim Schwein messen die »Stäbchen« 50 μ, beim Menschen etwa 60, bei der Ratte 68 und ebensoviel beim Frosch, beim Hecht sind die einzelnen Elemente 92—100 μ lang und dieser Wert: 100 μ, der wohl kaum jemals erheblich überschritten wird, findet sich auch bei den Stäbchen von Perca sowie in der Fovea centralis des Chamäleon. Die Sehelemente der menschlichen Macula lutea messen nur 85 μ. Auf die Dickenverhältnisse und damit auf die Frage der Flächenausnutzung der Sehelemente kommen wir bei der Lehre vom Sehepithel noch zurück.

3. Lichtsinnzellen mit Phaosom.

§ 35. Dieser Typus ist nicht sehr verbreitet, man kennt ihn in erster Linie bei den Oligochaeten, bei denen er in zwei Formen auftritt, deren eine bei den Terricolen, die andere bei den Limicolen vorkommt.

Stylaria lacustris L., eine Naide, mag als Beispiel der letzteren Gruppe dienen. Die Lichtsinnzellen liegen hier unmittelbar unter der Cuti-

cula des Körpers, die sie nur an einer ganz beschränkten Stelle berühren. Ein als Nervenfaser gedeuteter Fortsatz verlässt die Zelle am basalen Ende (s. Fig. 35 *nf*).

Im Plasma liegt kaudal und distal vom Kern ein länglich ovaler Körper (Fig. 35 *ph*) von geringerer Färbbarkeit als das übrige Plasma, das Phaosom (Hesse 184). Außerdem ist die Zelle morphologisch noch charakterisiert durch einige sogenannte »accessorische Vacuolen« (Fig. 35 *v*), die proximal und rostral vom Kern gelegen, von einander und von der Zelloberfläche nur durch dünne Plasmawände getrennt sind. Sie enthalten keinen färbbaren Inhalt und ihre Ausbildung ist bei den verschiedenen Zellen nicht gleich.

Etwas anders sind die Lichtzellen der Lumbriciden gebaut (Fig. 36).

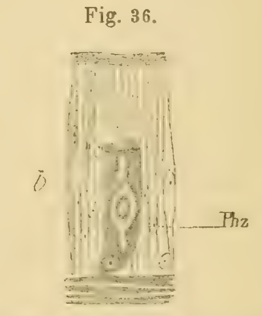
Sie liegen zwischen den Epithelzellen so eingefügt, dass sie nirgends bis an die Cuticula heranreichen. Nur selten erstrecken sie sich soweit

Fig. 35.



Sehzelle von Stylaria lacustris. Nach Hesse. Vergr. 900 fach.
ph Phaosom; *v* accessorische Vacuolen; *pzk* Kerne von Pigmentzellen; *nf* Nervenfaser.

Fig. 36.



Lichtsinnzelle von Lumbricus rubellus. Nach Th. Beer. Vergr. 400 fach.
Phz Lichtsinnzelle.

nach außen, dass sie etwa $^3/_4$ der Epithelhöhe einnehmen. Ihr Plasma ist heller, als das der übrigen Epidermiszellen, der Kern etwas größer und mehr rund. Die Gestalt ist verschieden, es findet sich eine Reihe von Übergängen zwischen schlanken Formen, die noch an Epithelzellen erinnern, bis zu unregelmäßig polyedrischen oder rundlichen Gebilden, die wie Fremdlinge im Epithel erscheinen (Hesse 129). Das basale Ende zieht sich zu einem feinen Faden, einer Nervenfaser aus. Dass wir in diesen Gebilden Lichtsinnzellen zu erblicken haben, ist schon aus topographischen Gründen wahrscheinlich, wird aber fast sicher durch den Nachweis (Hesse), dass die Lichtreizbarkeit des Regenwurms in derselben Weise über den Körper verteilt ist, wie die fraglichen Sinneszellen. Am Vorderende liegen die Zellen am dichtesten, hier ist auch die Lichtreizbarkeit am höchsten, zahlreich sind sie auch am Hinterende, das ebenfalls durch hohe Reaktionsfähigkeit gegen Licht ausgezeichnet ist. Am übrigen Körper ist die Licht-

reizbarkeit gering, entsprechend dem spärlichen Vorkommen der Sinneszellen.

Morphologisch sind die Lichtsinnzellen durch den Besitz von Phaosomen gekennzeichnet: es sind abgegrenzte Stellen des Plasmas, deren Ränder sich mit Hämalaun dunkel färben, während das Innere heller bleibt. Die dunkel gefärbte Zone ist weder nach außen gegen das Plasma noch nach innen durch scharfe Grenzlinien abgesetzt, der Übergang ist ein allmählicher.

Die Gestalt der Phaosomen ist bei den einzelnen Arten verschieden und oft so bezeichnend, dass man geradezu die Art an dem Phaosom erkennen kann. Sie sind rund, eirund, langgestreckt, gerade oder gewunden, einfach oder mehrfach verzweigt, auch wechselt ihre Gestalt etwas mit der Form der Zellen. Als Beispiele des verschiedenen Grades der Formentwicklung mögen die Zellen der folgenden drei Arten dienen: Allolobophora arborea mit einfach eiförmigem Phaosom, Lumbricus herculeus, bei dem das Phaosom in die Länge gezogen und gebogen ist, und endlich Lumbricus rubellus, wo das langgestreckte wurstförmige, oft haken-bogen oder S-förmig gewundene und vielfach verzweigte Phaosom die sonderbarsten Bilder liefert.

Als zweite Tiergruppe, deren Lichtsinnorgane durch »Phaosomen« gekennzeichnet sind, sind die Salpen zu nennen.

Die Sehzellen haben (Typus: Salpa africana maxima, Solitärform) im Habitus eine gewisse Ähnlichkeit mit Pflanzenzellen. Außer dem Kern enthalten sie einen annähernd kugligen oder auch linsenförmigen Körper, der gegen das umgebende Plasma scharf abgegrenzt ist und sich stärker als dieses färbt. Weiter kommen im Zellinnern große Vacuolen vor, zwischen denen das körnige Plasma strangförmig angeordnet ist.

Insoweit besteht also eine große prinzipielle Ähnlichkeit mit den Sehzellen von Stylaria lacustris mit ihrem »Phaosom« und den »accessorischen Vacuolen« (s. o.). Was das Aussehen der Zellen so besonders eigentümlich gestaltet, das sind die außerordentlich stark verdickten Zellmembranen, die ihren optischen Eigenschaften nach ganz den Phaosomen gleichen.

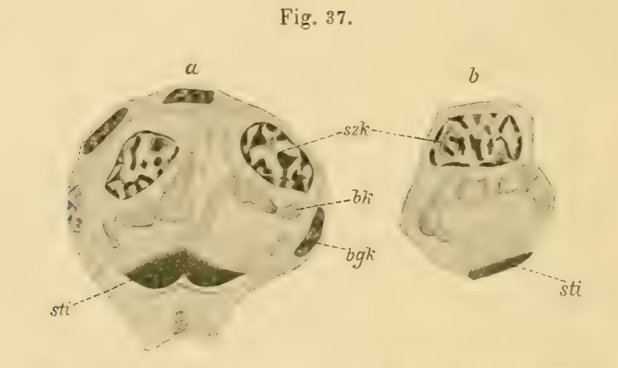
Es ist, wie unten noch ausgeführt werden wird, der Besitz von Phaosomen durchaus keine durchgängige Eigentümlichkeit aller Lichtsinnzellen der Salpen, bei mehreren Formen fehlen diese Gebilde vollkommen und es sind auch keinerlei andere Einrichtungen nachweisbar, die als Ersatz des Phaosom angesprochen werden könnten.

Diese Thatsache ist wichtig, insofern sie zeigt, dass die Phaosomen nicht, oder doch nicht allein, die Zellorganellen sein können, in denen die Umsetzung des Lichtreizes in Erregung lebendiger Substanz erfolgt, diese Fähigkeit muss offenbar (auch) das, morphologisch nicht besonders

charakterisierte Plasma der Lichtsinnzellen haben. Trotzdem bleibt bei den Formen, bei denen das Phaosom überhaupt vorkommt, diese Bildung ein Charakteristicum, ein diagnostisches Merkmal, der Lichtsinnzellen.

Zur Vorsicht bei der causalen Verwertung dieses diagnostischen Merkmals mahnt übrigens die Thatsache, dass Phaosphären, d. h. große lichtbrechende Körper, wie sie z. B. auch in den Sehzellen der Skorpione und Phalangiden nachgewiesen sind (Purcell 122), sich bei diesen Formen auch in den Leber- und Hypodermiszellen finden, so dass man eine direkte causale Beziehung zur Lichtrezeption nicht annehmen kann. Purcell hält die Gebilde für Stoffwechselprodukte.

Fig. 37.



Sehzellen von Eucalanus elongatus. Nach Hesse. Vergr. 900fach.
sti Stiftchensaum; *bk* Binnenkörper; *szk* Kerne der Sehzellen; *bgk* Kern einer Bindegewebszelle.

Noch eine Art Lichtsinnzellen muss hier erwähnt werden, obgleich es sehr fraglich ist, ob der »Binnenkörper«, durch dessen Besitz sie ausgezeichnet sind, als Phaosom angesprochen werden kann. Es sind die Elemente des sogenannten Medianauges der Crustaceen. Bei einigen Copepoden (Eucalanus und Calanus) liegt im Plasma ein bandförmiger, geschlängelter Körper, der sich stärker als das übrige Plasma färbt (Fig. 37 *bk*). Ob er für die Umsetzung des Lichtes in Erregung der lebendigen Substanz Bedeutung hat, ist deshalb zweifelhaft, weil die Zelle noch außerdem einen »Stiftchensaum« hat, wie er so verbreitet als Charakteristicum von Lichtzellen vorkommt (s. u.). Als notwendig kann er sicher nicht angesehen werden, da er bei Eucalanus attenuatus ebenso regelmäßig fehlt, wie er bei Eu. elongatus und Calanus gracilis vorkommt (Hesse 179). Auch hier gelten die Ausführungen über die Bedeutung des Phaosom als diagnostisches Merkmal, die an sein Vorkommen bei Salpen geknüpft wurden.

4. Lichtsinnzellen verschiedener Struktur.

a) Lichtsinnzellen ohne specifische bauliche Eigentümlichkeiten.

§ 36. Dass die Einwirkung des Lichtes auf die lebendige Substanz nicht an die Ausbildung bestimmter Apparate gebunden ist, wurde oben schon betont.

Unbeschadet der Richtigkeit dieser Thatsache brauchte es aber durchaus nicht Sinneszellen zu geben, an denen der Nachweis besonderer Strukturen unmöglich wäre, die zu ihrer Leistung in funktionelle Beziehung gebracht werden könnten. Giebt es solche Fälle doch, so müssen sie das betonte Prinzip ganz besonders demonstrativ zur Anschauung bringen.

Es scheint, als wäre nur ein Fall anzuführen, wo bei Anwendung moderner Untersuchungsmethoden sich keinerlei charakteristische Plasmadifferenzierungen gezeigt haben, obgleich die Natur der fraglichen Zellen als Lichtsinnzellen nicht bezweifelt werden kann.

Göppert (109) hat diese eigenartigen Zellen in den Lichtsinnorganen der Salpen beschrieben. Er fand bei vielen Formen regelmäßig Phaosomen (s. o.), bei anderen fehlten sie ebenso regelmäßig.

Auch andere bauliche Eigentümlichkeiten, z. B. accessorische Vacuolen, stark verdickte Zellmembranen können vorhanden sein oder völlig fehlen, bei Zellen, die in Pigmentbecherocellen gelegen und durch den Besitz eines Nervenfortsatzes als Sinneszellen charakterisiert sind.

Jede Andeutung irgend welcher besonderen Zellorganoide des Lichtsinnes fehlen z. B. bei Salpa pinnata Forsk. prol. sol. Bei Salpa democratica mucronata Forsk. prol. sol. fehlen die Phaosomen, doch sind die Verdickungen der Zellwände (s. o.) vorhanden, nach der Abbildung zu urteilen fehlen auch accessorische Vacuolen.

Nach Redikorzew (214) kommen Lichtsinnzellen von kugliger Gestalt, denen alle charakteristischen Bauelemente fehlen, nur bei Salpa scutigera-confederata vor und zwar bei der Solitär- wie der Kettenform.

Es können aber eigentlich auch die oben beschriebenen Sehzellen der Polycladen und Nemertinen hier erwähnt werden, da eine Plasmadifferenzierung bei ihnen gleichfalls fehlt. Sie sind nur insofern schon etwas in ihrer Form specialisiert, als sie einen als Sehstäbchen gedeuteten Fortsatz tragen, der im Pigmentbecher des Ocells gelegen als der rezipierende Teil angesprochen werden kann.

Die Analogie mit den Salpen ist um so vollständiger, als auch bei letzteren Zellen mit ähnlicher Form gefunden werden (§ 24).

b) Lichtsinnzellen von Spadella und Eunice.

Eine besondere Stellung nehmen die Apparate ein, die bei Spadella hexaptera zur Rezeption des Lichtsinnes dienen und deren Verbreitung bei den übrigen Chaetognathen höchst wahrscheinlich ist, so dass die Sonderstellung dieser interessanten Tiergruppe auch in den Lichtsinnorganen seinen Ausdruck findet.

Die langgestreckten Sehzellen, die in fünf Pigmentbechern liegen, haben einen längsovalen Kern, der nahe ihrem äußeren Ende liegt. Nach innen verschmälert sich die Zelle und geht in ein »Stäbchen« über, das am lebenden Tier stark lichtbrechend, sich am konservierten dunkel färbt. Nach innen schließt sich an das Stäbchen eine eigenartige Bildung an, ein Körper bald von der Form eines Spitzgeschosses, bald von der eines schlanken Kegels. Die Basis des »Knaufes« des Stäbchens (Hesse) ist genau so groß, wie die des Stäbchens, und liegt diesem an, öfters getrennt davon durch eine schmale ungefärbte Zone (vielleicht einen künstlichen Riss?).

Das zugespitzte Ende des »Knaufes« ist stark färbbar, fast so wie das Stäbchen, der übrige Teil nimmt die Farbe viel weniger intensiv an.

Die Spitze des »Knaufes« zieht sich in eine feine Fibrille aus, die ein Stück distal eine knöpfchenartige Verdickung trägt und dann noch eine Strecke weit im Zellkörper verfolgt werden kann.

An einer bestimmten Stelle des Lichtsinnorgans (Mitte des lateralen Pigmentbechers) sind die Sehzellen etwas abweichend ausgebildet: das wenig färbbare Ende des »Knaufes« ist bedeutend stielartig verlängert, ragt weit in den Pigmentbecher hinein, dessen Randebene es sonst nicht überschreitet, und geht dann erst in das Stäbchen über, das von der Richtung des Stieles seitlich abgebogen ist.

Hesse fasst das »Stäbchen« dieser Lichtsinnzelle als eine ganz außerordentlich verdickte »Neurofibrille« auf, und glaubt deshalb noch die Elemente eines anderen Lichtsinnorganes den Lichtzellen von Spadella in der Darstellung anreihen zu müssen, bei denen es sich nach seiner Ansicht ebenfalls um riesig verdickte Neurofibrillen handelt: es sind die »Bauchaugen«, d. h. die segmentalen Lichtsinnorgane des Palolowurmes Eunice viridis Gray.

»Sie bestehen aus einem cylindrischen Bündel lang ausgezogener Zellen von säulenförmiger Gestalt« und sind von einer halbkugligen Pigmentmasse umgeben (s. Taf. I, Fig. 1).

Proximal verdünnen sich die Sehzellen und gehen in Nervenfasern über. Durch das distale Zellende verläuft der Länge nach eine dicke Faser, die sich mit Eisenhämatoxylin tiefdunkel färbt und sich am distalen Ende erheblich verdickt. Gegen den Kern hin wird sie sehr dünn. Anscheinend setzt sie sich als sehr feine (Primitivfibrille) durch die Nerven

fort. Hesse sieht in ihr den Teil der Zelle, der die Lichtwahrnehmung vermittelt.

Inwieweit für die Auffassung beider Lichtsinnorgane (Spadella und Lysidice) etwas gewonnen ist, wenn man die eigentümlichen Gebilde, die sie enthalten, als verdickte Neurofibrillen anspricht, soll unten erörtert werden.

Die »Bauchaugen« von Lysidice sind übrigens als »Augen« nicht mit Sicherheit anzusprechen, vielleicht haben sie gar nichts mit dem Lichtsinne zu thun.

c) Die faserförmigen Sehzellen von Drepanophorus spectabilis und die Zwischenzellen bei Pecten und Spondylus.

Hesse (136) beschreibt bei Drepanophorus (Nemertine) eine Gruppe ganz sonderbar gestalteter Lichtsinnzellen, die in der Achse des Pigmentbechers verlaufen. Sie sind wie Fasern gestaltet und färben sich mit Eisenhämatoxylin außerordentlich stark. Ihre distalen Enden scheinen ein wenig verdickt zu sein. In der Nähe der Öffnung des Pigmentbechers enthält jede Faser einen schlanken, fast spindelförmigen Kern. enseits des Kerns nehmen die Zellen wieder die frühere Fasergestalt an. Ihre Fortsetzungen gehen wahrscheinlich in den Sehnerven ein. Nach der ganzen Lage dieser Zellen ist kaum daran zu zweifeln, dass sie im Dienste des Lichtsinnes stehen.

Etwas ähnliches ist anscheinend bei Pecten und Spondylus beobachtet worden. Hier kommen in der Retina außer den Stäbchen (s. o.) noch sog. »Zwischenzellen« vor. Ihr Zellkörper ist dünn fadenförmig, nur um den Kern schwillt er an. Sie enden mit einer kleinen Verbreiterung im Niveau der Siebmembran der Retina, d. h. in der Höhe der Basen der Retinastäbchen (Hesse). Die Verbindung dieser Zellen mit Nervenfasern sichert ihre nervöse Natur.

d) Die Sehzellen der Nebenretina von Vespa crabro L. und einigen Seesternen.

Ein Fibrillenbündel durchzieht diese Zellen von der Basis bis gegen das freie Ende; um den Kern herum splittert es sich in Einzelfibrillen auf, die den Kern von allen Seiten umgeben und deren punktförmige Querschnitte man an entsprechend geführten Schnitten um den Kern herumlaufen sieht. Jenseits des Kernes vereinigen sich die Fibrillen wieder, um am Ende der Zelle pinselartig, gleichsam zu einem Fibrillenkegel, auseinander zu strahlen. Die Enden der Fibrillen scheinen dabei ein wenig über das Zellplasma hinauszuragen (Hesse).

Hesse hält sie für Sehzellen, was auch nach der Lage wahrscheinlich ist, solche Nebenretinae finden sich ja weit verbreitet.

Ähnliches findet sich in den Sehorganen der Seesterne (Pfeffer 190), auch bei Siphonostoma und Eunice ist ähnliches zu finden. Bei den Seesternen ist nur das Fibrillenbündel in einem Stäbchen untergebracht (s. o.).

Zusammenfassung.

§ 37. Es wäre sicherlich vom Standpunkte der allgemeinen Wissenschaftslehre aus unbefriedigend, eine Reihe von Typen der Lichtsinnzellen anzuerkennen, die durch kein gemeinsames Band derart verknüpft wären, dass sie im Grunde doch nur als Varianten desselben Themas aufgefasst werden dürften.

Dies Bedürfnis nach Vereinheitlichung, dies Suchen nach dem, was allen Lichtsinnzellen gemeinsam ist, hat denn zu Versuchen geführt, in mehreren der aufgezählten Typen noch letzte Elemente histologisch nachzuweisen, die, bei aller sonstigen Verschiedenheit der Typen, das innere Band darstellen sollten, was sie verknüpft.

Ein großzügiger Versuch dieser Art ist in den theoretischen Teilen der Arbeiten enthalten, durch die Hesse unsere Kenntnisse der Sehorgane so außerordentlich bereichert hat.

Der einheitliche Gedanke, der allen den Untersuchungen zum Grunde liegt, ist der: dass die Neurofibrille nicht nur das leitende Element des Nervensystems sei, sondern auch überall in die Lichtsinnzellen eindringe, und hier das rezipierende Element darstelle. Ob es sich dabei um freie Endigungen von Neurofibrillen handele oder um Umbiegungen der endlosen Neurofibrille (Apathy), das lässt Hesse dahingestellt.

Nur eine Gruppe von Lichtsinnzellen entzieht sich auch nach Hesse's Darstellung völlig der Einordnung in diesen Zusammenhang: die Lichtsinnzellen mit Phaosomen. Bei allen übrigen Typen glaubt er seine Anschauungen bestätigt zu finden.

So ist der Stiftchensaum nach seiner Auffassung dadurch für die Lichtrezeption bedeutungsvoll, dass jedes Stiftchen mit je einer »Primitivfibrille« zusammenhängt, die kontinuierlich den Zellkörper durchzieht und deren Gesamtheit sich zu der »Elementarfibrille« zusammenschließt, die durch den Nervenfortsatz die Zelle verlässt. Die eigentümlichen Bildungen in den Lichtsinnzellen von Spadella und Eunice, die wir unter keinen Typus subsumieren mochten, hält Hesse für enorm verdickte einzelne Neurofibrillen.

Auch in den Stäbchen sieht Hesse in den fibrillären Strukturen, die in so verschiedener Form dort nachgewiesen werden können, Neurofibrillen, und hält sie für die Rezeptoren des Lichtreizes.

Nach zwei Seiten hin sind diese Ausführungen einer Kritik zugänglich. Es wird sich darum handeln zu prüfen

1. die thatsächlichen Grundlagen, und
2. den Erklärungswert.

1. Die thatsächlichen Grundlagen.

Der springende Punkt bei allen den histologischen Angaben Hesse's ist der: Ist es möglich, die direkte Verbindung der Endapparate mit der Neurofibrille, die die Zelle verlässt, nachzuweisen?

Hesse hat sehr wohl gefühlt, dass dies die schwache Seite seiner Ausführungen ist, und immer von neuem versucht, die feinen Fibrillen zu zeigen, die die Stiftchensäume mit der Neurofibrille verbinden sollen. Feine fibrilläre Strukturen des Zellplasmas konnten oft nachgewiesen werden, aber den überzeugenden Beweis des direkten Zusammenhanges dieser Plasmafibrillen einerseits mit den Stiftchensäumen (denn um die Stiftchensaumzellen handelt es sich hier zunächst nur), andererseits mit der Neurofibrille, hat er doch nicht zu erbringen vermocht.

Ist der Grund hierfür ein mehr zufälliger, oder hat Hesse hier eine Unmöglichkeit versucht?

Es lässt sich unschwer zeigen, dass das letztere der Fall ist.

Zum Beweise sei an die Zahl der Stiftchen in den einzelnen Zellen erinnert. Nehmen wir z. B. die Lichtsinnzellen von Dendrocoelum lacteum, die nach den obigen Angaben ca 12—1500 Stiftchen enthalten.

Diese Stiftchen sind auf »Sehkolben« angeordnet, die mit dem übrigen Zellleib nur durch einen dünnen Fortsatz in Verbindung stehen. Nach Hesse's Abbildungen kann derselbe kaum dicker sein wie 1 μ. Die Sehkolben sind mindestens 5 μ dick bei 20—25 μ Länge, so dass ihre Oberfläche 320—400 μ^2 beträgt, während der Querschnitt des Verbindungsstücks nur 0,785 μ^2 misst, d. h. über 500 mal kleiner ist als die Sehkolbenfläche. Auf diesen engen Raum aber müssten sich, wenn Hesse's Annahmen richtig wären, die ganzen 12—1500 Fibrillen zusammendrängen. Der Raum für die einzelne Fibrille würde (bei Annahme von 1350 Fibrillen) von 0,000581 μ^2 betragen, d. h. der Durchmesser würde 0,0242 μ sein, also etwa $^1/_{40}$ μ.

Ein hypothetisches Gebilde von dieser Dimension ist natürlich mikroskopisch nicht nachweisbar. Es ist aber noch recht dick zu nennen im Vergleich zu den Massen, auf die man kommt, wenn man z. B. für Hirudo der Annahme Hesse's folgt, dass auch hier die Stiftchen des Vacuolensaums mit Elementarfibrillen in Verbindung stünden. Ihre Zahl betrug ca. 32000, die Neurofibrille, welche die Zelle verlässt, ist sicher nicht dicker wie 1 μ (sie ist sogar dünner), die einzelne Elementarfibrille dürfte

hier also höchstens 0,0000314 μ^2 Raum einnehmen, d. h. ihr Durchmesser nur 0,0056 μ oder wenig mehr wie $1/_{200}\,\mu$ betragen.

Der thatsächliche Nachweis des Zusammenhanges der Stiftchensäume mit der Neurofibrille ist also mit unseren derzeitigen Hilfsmitteln überhaupt unmöglich. Die Größenordnung von 5 $\mu\mu$ liegt im Bereich der Wirkung des Ultramikroskops.

Gegen die Zahlen der vorstehenden Rechnungen mögen im einzelnen Ausstellungen erhoben werden, das Resultat zu ändern werden sie nicht im stande sein. Den äußerst bedenklichen Raummangel zu erkennen, den ein kontinuierlicher Verlauf optisch nachweisbarer Neurofibrillen von den Stiftchensäumen an durch die Zelle hindurch zur Folge haben müsste, dazu bedarf es keiner speciellen Berechnung, sondern nur einer etwas aufmerksamen Betrachtung der Abbildungen Hesse's und Apathy's.

Diese ganzen Ausführungen setzen übrigens voraus, dass es die Stiftchen sind, in denen die Umsetzung des Lichtreizes in Erregung lebendiger Substanz erfolgt. Wie oben angedeutet ist das keineswegs bewiesen. Die Annahme, dass das Plasma zwischen den Stiftchen die eigentlich lichtreizbare Substanz sei, wird den bisherigen Beobachtungen auch völlig gerecht.

2. Der Erklärungswert der Annahme von Neurofibrillen in Lichtsinnzellen.

Es ist aber noch eine andere Art der Kritik an Hesse's Anschauungen möglich. Unsere Fragestellung lautet ja jetzt so:

Ist die Annahme einer fibrillären Verbindung von Stiftchensaum und Neurofibrille berechtigt, obgleich sie sich nicht beweisen lässt?

Die Berechtigung dieser Annahme könnte nur dann zugestanden werden, wenn sie einen besonderen Erklärungswert hätte.

Dieses sollte darin liegen, dass man überall im Nervensystem das gleiche Gebilde, eben die Neurofibrille nachweisen könnte, dass sich »die gleichen Neurofibrillen[1]), wie in den »Stäbchen« (Hesse 184, S. 597), auch in den proximalen Teilen der Sehzellen und den Nervenfasern finden, und man so zu dem Schluss kommt, die Neurofibrille sei an ihren Enden direkt lichtreizbar.

Dies ist aber inkonsequent: einerseits wird betont, die Neurofibrillen der Nerven, der proximalen Ganglienzellen u. s. w. seien identisch, seien völlig gleich, denen in den rezipierenden Endelementen (Stiftchensäumen, Stäbchen, nach Hesse 116 und 117), andererseits lässt sich über die Thatsache nicht hinwegkommen, dass diese nach dem histologischen Bilde ganz gleichen Neurofibrillen in ihrer Kontinuität nicht lichtreizbar sind

1) Von mir gesperrt.

(z. B. Sehnervenausbreitung der Vertebraten-Retina und viele andere), dagegen an den Endigungen (oder gar Umbiegungsstellen?) diese Reizbarkeit in hohem Maße besitzen. Der unbefangene Schluss aus diesen beiden Thatsachen kann doch wohl nur der sein, dass eine Methode, die Elemente als völlig gleich erscheinen lässt, von denen wir annehmen, dass sie physiologisch himmelweit verschieden in ihren Eigenschaften sind, uns keinerlei Aufschluss über die Funktion der fraglichen Gebilde zu geben im stande ist.

Dass der Erfolg histologischer Torturen an Neurofibrillen und an Endelementen von Lichtsinnzellen in bezug auf die Färbung mit bestimmten Mitteln der gleiche ist, das kann im günstigsten Falle als ein Ausdruck von Ähnlichkeiten im Aggregatzustande gedeutet werden, ist aber nicht im geringsten im stande, die physiologische Thatsache der tiefgreifendsten Verschiedenheit dieser beiden Elemente irgendwie zu erschüttern, die bestehen muss, wenn die Neurofibrillen die leitenden Elemente, die Stiftchen die rezipierenden sind.

Die Annahme, dass es »Neurofibrillen« seien, die als Rezeptoren des Lichtreizes überall Verwendung finden, hätte doch nur dann einen Erklärungswert, wenn Lichtreizbarkeit eine bekannte Eigenschaft von Neurofibrillen wäre. Das ist aber nicht der Fall, wir finden im Gegenteil be den Gebilden, die üblicherweise als Neurofibrillen bezeichnet werden, absolut keine Lichtreizbarkeit. Rechnet man jetzt Gebilde, die in außerordentlichem Maße lichtreizbar sind, zu den Neurofibrillen, so hat man damit nicht etwa das allgemein wissenschaftliche Prinzip der Vereinfachung durch Zusammenfassung angewandt, sondern hat nichts gethan, als einem Begriff ein neues Merkmal hinzugefügt, das für einen großen Teil seines Umfanges gar keinen Sinn hat, wodurch der Begriff also nur verschwommener gemacht wird. Eine Erklärung irgendwelcher Art, d. h. eine Zusammenfassung unter dem Gesichtspunkte des Gemeinsamen und damit eine Vereinfachung der gegebenen empirischen Mannigfaltigkeit liegt also überhaupt nicht vor.

Bei dem als tief berechtigt anerkannten Streben, einen einheitlichen Typus der Lichtsinnzelle aufzustellen, ist dies Resultat scheinbar wenig befriedigend.

Der Versuch einer Zusammenfassung der verschiedenen Sehzellen-Typen auf Grund morphologischer Merkmale muss als durchaus verfehlt abgelehnt werden. Aber muss denn das Einheitliche, das Gemeinsame immer in der Form, in der Struktur liegen?

Die Lichtsinnzellen bilden durch ihre physiologische Eigentümlichkeit der außerordentlichen Lichtreizbarkeit einen Typus von solcher Eigenart, dass dadurch wohl das Bedürfnis nach Einheit befriedigt werden kann.

Warum freilich diese gleiche Funktion einen so verschiedenen formalen Ausdruck findet, das ist eine Frage, die an das große Problem des Verhältnisses von Funktion und Form rührt, das an dieser Stelle nicht aufgerollt werden kann.

2. Das Sehepithel.

Allgemeines.

§ 38. Die Lichtsinnzelle stellt, soweit unsere Erfahrungen darüber reichen, eine funktionelle Einheit dar, sie übermittelt in einem bestimmten Zeitdifferential stets nur einen einzigen intensiv und qualitativ bestimmten Zustand vermittels des Nervenfortsatzes an die centralen Teile des Lichtsinnapparates.

Wie hoch auch die einzelne Lichtsinnzelle differenziert sein mag, alle Einrichtungen an ihr können nur dazu dienen, sie geeigneter für die Aufnahme bestimmter Intensität und Qualitäten des Lichtes zu machen, sie können dagegen nie ein Nebeneinander verschiedener Lichteindrücke ermöglichen.

Gerade eine solche Gleichzeitigkeit, ein Nebeneinander verschiedener Erregungszustände eines Sehorganes ist aber funktionell von der allergrößten Bedeutung.

Die Intensität und Qualität des Erregungsvorganges in einem einzelligen Lichtsinnorgane ist stets notwendig bedingt durch den intensivsten Reiz, der von außen auf die Zelle einwirkt, ganz gleichgültig, ob dieser Reiz biologisch wichtig oder unwichtig ist.

Die wichtigsten Dinge: Nahrungsmittel, Hindernisse, Feinde könnten nicht wahrgenommen werden, solange das Licht, das von ihnen ausgeht, nicht den Wert des Maximums der jeweiligen Beleuchtung erreicht, was ja nur höchst ausnahmsweise der Fall sein würde, z. B. wenn die fraglichen Objekte in dunkler Umgebung selbst Licht ausstrahlten, oder wenn alles stärkere oder direkte Licht von der Sehzelle abgeblendet wäre.

Eine solche Leistung: Gleichzeitigkeit mehrerer verschiedener Erregungszustände in bezug auf den Lichtreiz, ist nur möglich bei einer Vermehrung der Zahl der Lichtsinnzellen, und diese Einrichtung finden wir deshalb auch überall, wo Lichtsinnorgane überhaupt ausgebildet sind.

Ein Tier, das nur eine einzige Lichtsinnzelle hätte, giebt es nicht.

Wohl giebt es Lichtsinnorgane, die nur eine einzige Sehzelle enthalten, z. B. bei Tristomum molae, Arca Noae, Amphioxus u. a., aber dann treten eben diese Organe in der Mehrzahl auf. Sie sind nach verschiedenen Seiten gerichtet, das Licht bestimmter Richtungen ist bei jeder einzelnen Zahl abgeblendet, so dass weitgehende Unterschiede in der Intensität und Qualität der einzelnen gleichzeitigen Erregungszustände bestehen.

Bei einer solchen Anordnung beeinflussen sich die Sehzellen nicht in ihrer Gestaltung, diese ist vielmehr, was äußere Faktoren anlangt, wesentlich von den anderen — sekundären — Bestandteilen der Sehorgane abhängig.

Nur in wenigen Fällen erfolgt die Vermehrung der Sehzellen ausschließlich durch die Vermehrung der Zahl einzelliger Lichtsinnorgane, meist tritt daneben, und gewöhnlich sogar in viel höherem Grade, eine Sehzellenvermehrung in demselben Lichtsinnorgan ein, es entsteht ein Verband von Lichtsinnzellen.

Es wäre nun aber verfehlt, die Bedeutung eines solchen Verbandes ausschließlich darin sehen zu wollen, dass er es ermöglicht, dass gleichzeitig verschiedene Lichteindrücke rezipiert werden. Es wird unten noch genauer gezeigt werden, dass vielfach für das Sehen von Beleuchtungsdifferenzen naher Punkte derartige Einrichtungen gar nicht gebraucht werden können aus Mangel der geeigneten weiteren centralen Querleitungen. Der Wert der Sehzellenverbände liegt dann anscheinend genau wie die Differenz der einzelnen Sehzelle in einer Steigerung der Intensität des Lichteindruckes, die gleichfalls durch Summation der Wirkung mehrerer Zellen leichter zu erreichen sein dürfte, als bei einer einzigen Zelle, die relativ bald ihr Erregungsmaximum erreicht.

Die enge räumliche Vereinigung einer Anzahl von Lichtsinnzellen macht besondere Einrichtungen nötig, die sich unter dem Gesichtspunkte der optimalen Raumausnützung betrachten lassen.

Mag die Bedeutung des Sehzellenverbandes im einzelnen Falle in der Steigerung der Intensität des Lichteindruckes oder in der Zerlegung desselben in Erregungszustände mehrerer Zellen liegen: stets wird es hierfür besonders günstig sein, wenn möglichst viele Sehzellen auf möglichst engem Raume zusammenstehen.

Um dies zu erreichen, können die mannigfachsten Wege eingeschlagen werden.

§ 39. Die primitivste Form eines Verbandes von Sehzellen stellen z. B. die Pigmentbecherocellen von Planaria torva dar, die nur drei Sehzellen enthalten (s. Fig. 38), oder die Sehorgane von Stylaria lacustris. Diese letzteren enthalten je fünf Lichtsinnzellen, die in einer Reihe nebeneinander liegen (s. Fig. 39), ohne dass ihre dem Licht zugewandten Teile verjüngt wären, um so auf kleinerem Raume Platz zu finden. Im Gegenteil, die Lichtsinnzellen sind größer als die indifferenten Epidermiszellen dieser Naide (Hesse).

Eine eigenartige Stellung nehmen die Sehorgane einiger Seesterne ein, bei denen (Asteropecten pentacanthus und A. mülleri) die Sehzellen auf dem Augenpolster diffus verteilt sind. Hier lässt sich auch der Über-

gang zu der nächsthöheren Stufe verfolgen, denn eine weitere Gruppe von Formen (Palmipes, Solaster, Pteraster, Astropsis u. s. w.) trägt ihre Sehzellen nur auf einzelnen Stellen der Augenpolster, die als Augengruben ausgebildet sind.

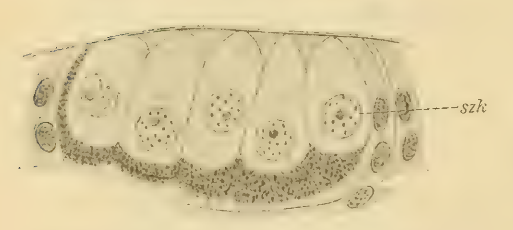
Die Verteilung der Sehzellen auf der Wand einer Grube ermöglicht es, auf der Flächeneinheit der Körperoberfläche mehr Zellen unterzubringen, als

Fig. 38.



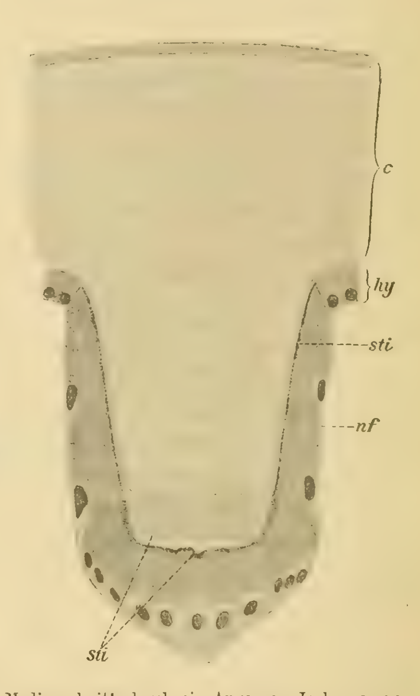
Pigmentbecherocell von Planaria torva. Nach Hesse.
sti Stiftchensaum; *sz* Lichtsinnzelle.

Fig. 39.



Querschnitt durch ein Ocell von Stylaria lacustris.
Nach Hesse. Vergr. 900 fach.
szk Kern einer Sehzelle.

Fig. 40.



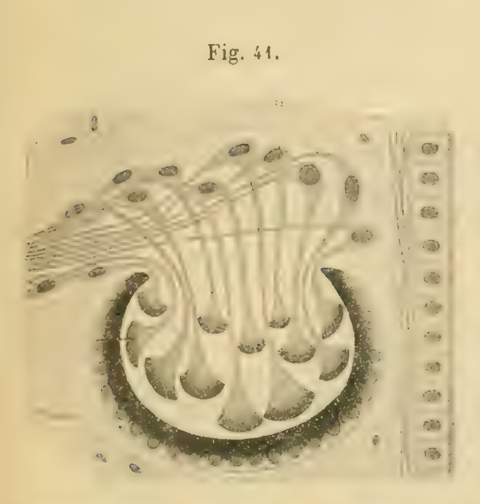
Medianschnitt durch ein Auge von Julus spec.
Nach Hesse. Vergr. 900 fach.
c Cuticula; *hy* Hypodermis; *sti* Stiftchensäume; *nf* Nervenfortsatz.

es bei deren Ausbreitung möglich wäre. Die Menge der Lichtenergie, die diese größere Anzahl von Zellen zugeführt erhält, ist ja natürlich nur so groß, wie es der Fläche des Querschnittes des Hohlraumes entspricht, aber wenn die absolute Größe dieser Energiemenge bedeutend genug ist, so reicht sie doch aus, um die mehrfache Anzahl von Zellen zu erregen.

Und noch in einer weiteren Beziehung bedeutet das Grubenauge eine funktionelle Veränderung gegenüber dem flächenhaft ausgebreiteten Sehepithel.

Bei diesem ist die Intensität des Lichtreizes für alle Zellen gleich, beim Grubenauge dagegen sehr verschieden für die Elemente, die im Grunde der Grube liegen, und die, die dem Rande näher stehen. Es bestehen also auch bei

Fig. 41.



Pigmentbecherocell von Euplanaria gonocephala
Nach Hesse.

Fig. 42.

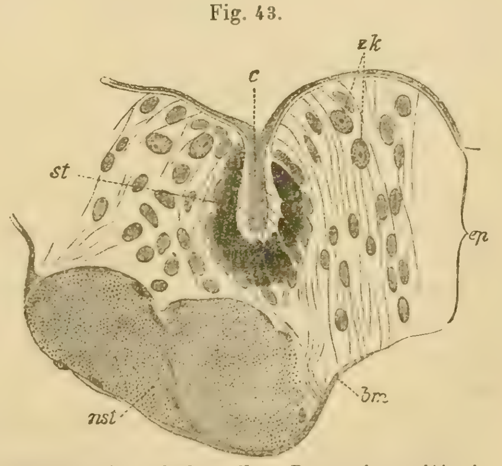
Epitheliales Pigmentbecherocell von Patella.
Schematisch nach Hesse.
ep Epithel; *sekr* Sekretmasse, die das Sehepithel deckt; *sn* Sehnerv.

konstanter äußerer Reizung physiologische Verschiedenheiten im Zustande der Zellen, die in der Achse des Sehorgans liegen, von den peripheren Elementen.

Solche Grubenaugen finden sich bei Mollusken und (Polychaeten) Anneliden weit verbreitet (Fig. 42 und 43).

Es ist, wie die Fig. 42 und 43 zeigen, nicht nötig, dass die Zellen ihre Gestalt wesentlich ändern, wenn sie eine Augengrube auskleiden, nur geringe Veränderungen sind nötig, um den Gewölbeabschluss im Grunde der Grube möglich zu machen.

Fig. 43.



Epitheliales Pigmentbecherocell von Ranzania sagittaria.
Nach Hesse aus Th. Beer. Vergr. 850fach.
c Cuticula; *zk* Zellkern; *st* Sehstäbchen; *ep* Epidermis *nst* Nervenstrang; *bm* Basalmembran.

§ 40. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle treten aber doch Formänderungen der Sehzellen zum Zweck besserer Raumausnutzung auf. Das Prinzip ist bei ihnen allen dasselbe: die Teile der Sehzellen, die für die Rezeption des Lichtreizes unbedingt erforderlich sind, also vor allem die Stäbchen und Stiftchensäume in ihren verschiedensten Formen, werden dicht aneinander gelagert und der übrige Zellkörper mit diesen rezipierenden Teilen nur durch eine, oft ziemlich lange, schmale, ja fadenartige Verbindung in Zusammenhang gehalten.

Bei primitiverer Gestaltung, so z. B. bei Spadella hexaptera (Fig. 44), ist die Differenz in der Dicke der Sehstäbchen und der Zellkörper nicht sehr groß und der Übergang erfolgt gleichmäßig und allmählich von der Grenze

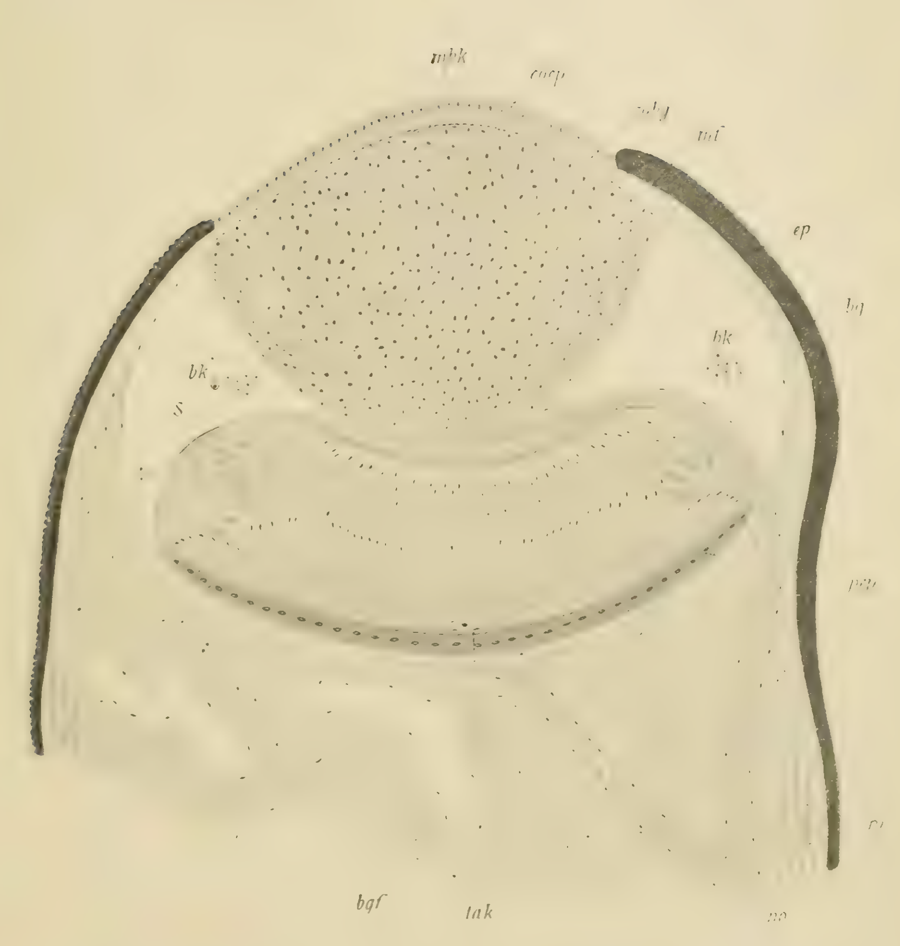
Fig. 44.



Querschnitt durch ein Ocell von Spadella hexaptera. Nach Hesse. Vergr. 900 fach. *szk* Kern einer Sehzelle; *nfi* »Neurofibrille«; *hm* Hüllmembran.

des Stäbchens an. Die dickeren Enden der Sehzellen, in denen die Kerne liegen, nehmen aber immerhin einen beträchtlich größeren Raum ein, als die Sehstäbchen, welche den Pigmentbecher vollständig erfüllen, während die Zellkörper außerhalb derselben liegen. Es ergiebt sich aus dem Dickenverhältnis der Zellkörper und Stäbchen notwendig, dass die ersteren nicht in der direkten Verlängerung der Stäbchen liegen können, sondern, besonders in den peripheren Teilen, einen Winkel mit deren Richtung bilden müssen.

Das tritt vielfach noch in weit höherem Grade hervor, so z. B. bei Pecten jacobaeus (Rawitz), wo die Körper der Sehzellen, die durch stark verjüngte Verbindungsstücke mit den Stäbchen in Verbindung stehen, seitliche Ringwülste um den eigentlichen Bezirk der Retina bilden (s. Tafel II).



Schema des Auges von Pecten jacobaeus im Medianschnitt nach Hesse.
Vergr. ca. 160 fach.

tak Kern des Tapetum, *pep* Pigmentepithel, *bg* Bindegewebe, *ep* Epidermis, *mf* Muskelfaser, *cobg* bindegewebiger Teil der Cornea, *coep* Corneaepithel, *bgf* Blutgefäß.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Ist das Verbindungsstück zwischen Stäbchen und Zellkörper (kernhaltigem Teil) sehr lang und fadenförmig, so können sehr viele Zellkörper auf demselben Flächenraume, wie die zugehörigen Stäbchen untergebracht werden, indem es dann, bei verschiedener Länge der einzelnen Verbindungsstücke, möglich ist, dass sich die Zellkörper in mehrere Reihen ordnen, ja es können sogar mehr Zellkörper untergebracht werden, als Endelemente auf dem betreffenden Flächenstück liegen, wie man in der Umgebung der Fovea centralis des Wirbeltierauges sieht, wo nicht nur die Sehzellen des betreffenden Bezirkes selbst, sondern auch die der Fovea, in der ja die Zellkörper fehlen, ihren Platz finden.

Die Wirbeltiere sind überhaupt das typische Beispiel für diese Art der Raumausnützung durch die Sehzellen, die hier zu hoher Vollkommenheit entwickelt ist.

Nicht überall stellt das Sehepithel, wie es etwa bei den Wirbeltieren der Fall ist, ein gleichartiges, ungemischtes Epithel dar, es kommen vielmehr bei vielen Formen: Anneliden (littorale Raubanneliden), Lamellibranchiaten, Cephalopoden, zwischen den Sehzellen noch Gebilde anderer Natur vor. Sie können zweierlei Art sein: zunächst Sekretzellen, die zur Abscheidung der Füllmasse des Auges (Glaskörper, Emplem) dienen. Bei vielen Formen wechseln ganz regelmäßig Sekretzellen und Sinneszellen miteinander ab (Eunice torquata, Cephalopoden), bei anderen dagegen reduziert sich die Zahl der Sekretzellen, so dass z. B. Phyllodoce im ganzen Sehepithel nur eine einzige Sekretzelle aufzuweisen hat (Hesse 126).

Dann aber können auch ganz indifferente Zellen, denen man keine besondere Funktion zuschreiben kann, zwischen den Sehzellen stehen, so dass diese dadurch über einen größeren Raum verteilt werden.

Am stärksten ausgebildet ist diese Eigentümlichkeit bei den Heteropoden, bei denen die Mehrzahl der Sehzellen auf einige schmale Streifen im Augengrunde beschränkt sind, während zwischen diesen Streifen, und besonders in den peripheren Teilen der Augen, nur mehr vereinzelte Sehzellen zwischen großen Mengen indifferenter Zellen zu finden sind.

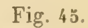
Auch bei Wirbeltieren kommt etwas derartiges vor, bei den Formen, bei denen auch bestimmte Netzhautabschnitte der Nebenretinae vor der Hauptmasse getrennt sind. Diese Trennung bezw. die Verbindung mit der Hauptretina sind dann durch indifferente Zellen erreicht (Brauer).

§ 41. Die bisher besprochenen Fälle hatten alle insofern etwas gemeinsames, als überall die Anordnung der Sehzellen in Form eines einfachen, flächenhaft ausgebreiteten Epithels erfolgte, aber auch das ist keine absolute Notwendigkeit.

Zunächst kann die Schicht der Sehzellen verdoppelt werden, es können zwei Schichten übereinander liegen, derart, dass ihre rezipierenden Elemente

in zwei verschiedenen Ebenen liegen. So sind die Sehzellen z. B. bei Agrion und Aeschna angeordnet (s. Fig. 47).

Aber auch bei dieser Verteilung bleibt doch das Prinzip der flächenhaften Anordnung gewahrt. Ganz anders bei manchen Hirudineen: hier





Pigmentbecherocell von Hirudo medicinalis. Nach Hesse. Vergr. 270fach.

Fig. 46.



Pigmentbecherocell von Mesobdella gemmata. Nach Hesse. Vergr. 400fach. *skn* Nerv zur Sinnesknospe; *ep* Epidermis; *pb* Pigmentbecher.

bilden die Sehzellen in den Ocellen, die mit einer größeren Anzahl von Zellen ausgestattet sind, einfache, ungeordnete Zellhaufen (s. Fig. 45 und 46).

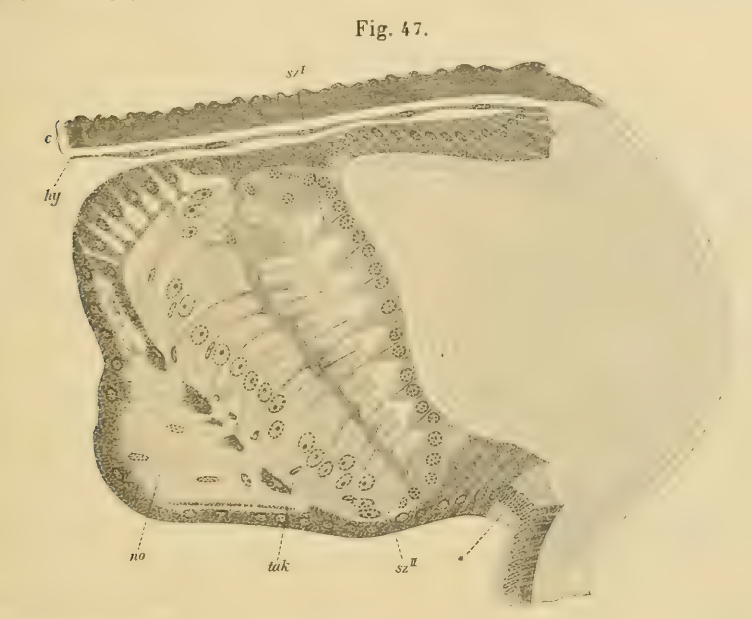
In einem solchen Sehorgan, wie es am besten Hirudo zeigt, liegen in dem tiefen Pigmentbecher auf relativ kleinem Flächenraum viele Sehzellen, unter denen, vermöge ihrer Lage zur Lichtquelle, auch physiologische Verschiedenheiten in bezug auf den Grad der Reizung gleichzeitig bestehen können, also alle jene Bedingungen erfüllt sind, denen auch das Gruben- oder Becherauge nachkam.

§ 42. Der optische Raum, in dem wir alle sichtbaren Objekte unserer Umgebung lokalisieren, ist in seiner Eigentümlichkeit wesentlich bedingt durch die Funktion des Sehepithels, und hierauf beruht eine Eigenschaft, die den Gesichtsraum erheblich vom geometrischen Raum unterscheidet; der Gesichtsraum ist nicht homogen (vgl. Poincaré), die Punkte des geometrischen Raumes, die sich beim Menschen einerseits auf der Fovea

centralis, andererseits auf der Netzhautperipherie abbilden, sind in keiner Weise als einander gleichwertig zu erachten.

Die vergleichende Lehre vom optischen Raum der Tiere lässt sich umfassend erst abhandeln, wenn die Lichtbrechungsverhältnisse und vor allem die Bewegungsmöglichkeiten der Sehorgane erörtert sind. Hier soll nur ein Blick auf das Verhältnis der bevorzugten Stellen der Sehepithelien, der Areae centrales zur Lebensweise der Tiere geworfen werden. Entsprechend der Hauptbedeutung der Lichtsinnorgane als Vermittler der Regulation von Bewegungen tritt die Lage dieser bevorzugten Stellen zur Bewegungsrichtung deutlich hervor.

Fig. 47.



Medianschnitt durch ein seitliches Stirnauge von **Agrion spec.** Nach Hesse. Vergr. 400fach. *sz I* distale Sehzellen; *sz II* proximale Sehzellen; *no* Sehnerv; *c* Cuticula; *hy* Hypodermis; *tak* Kern einer Tapetumzelle.

Eine physiologische Verschiedenheit im Zustande der Sinneszellen eines Sehepithels könnte, wie wir sahen, im einfachsten Falle dadurch erreicht werden, dass ganz gleichartige Zellen dem Licht verschieden große Flächen darböten und so verschieden stark erregt würden. Wesentlich vollkommener wird aber die Unterscheidung der Lichteindrücke an verschiedenen Stellen des Sehorgans sein, wenn die Lichtsinnzellen verschieden intensiv auf den Lichtreiz reagieren. Ein äußeres Zeichen für quantitative Unterschiede in der Reaktion auf Lichtreize hat man in den Größenunterschieden der Lichtsinnzellen an verschiedenen Punkten des Sehorgans. In diesem Sinne dürfen wir wohl die Beobachtung deuten, dass z. B. in den Grubenaugen der See-

sterne die Sinneszellen an den tiefsten Stellen viel dichter stehen, wie an den Wandungen des Augenbechers (Pfeffer). In der Retina von Pecten sind die Stäbchen in der Mitte der Retina am längsten und nehmen gegen die Peripherie an Länge ab. Nicht immer ist eine größere Länge und Dicke eines Sehelements das Zeichen überlegener Funktion, manchmal ist es im Gegenteil Ausdruck eines weniger hohen Grades der Differenzierung, z. B. sind beim Sperling die Elemente der Fovea centralis viel kleiner, dünner und zierlicher gebaut, als jene der Netzhautperipherie. Für die gegenwärtige Betrachtung ist nur die Feststellung eines Unterschiedes verschiedener Bezirke von Interesse.

Kann schon allein dadurch der Erregungszustand einer Sinneszelle ein »Lokalzeichen« bekommen, dass er in seiner Intensität von den anderen Sehzellen abweicht, so wird dies in noch viel höherem Maße der Fall sein, wenn der Unterschied im Erregungszustand ein qualitativer ist. Es können bestimmte Stellen des optischen Raumes besonders stark zur Wirkung kommen, wenn sie durch qualitativ andere Zellen »gesehen« werden, wie der übrige optische Raum. Unter diesem Gesichtspunkte wird uns die überaus verbreitete Erscheinung verständlich, dass die Sehorgane mehrere Typen von Sehzellen in ganz bestimmter Anordnung enthalten.

Schon bei Tieren, die nur ganz wenige Sehzellen in einem Sehorgan enthalten, können für verschiedene Bezirke des optischen Raumes verschiedene Zellen vorgesehen sein.

So besitzt z. B. unter den Plathelminthen Leptoplana tremellaris Oerst. zwei verschiedene Augentypen, die großen sog. Gehirnhofaugen und kleine Tentakelaugen, und die Lichtsinnzellen beider Organe sind höchst charakteristisch im Bau unterschieden (Hesse).

Um gleich einen ganz außerordentlichen Fall dieser Art zu nennen, seien die Heteropoden erwähnt. Hesse (165) beschreibt bei ihnen vier ganz verschiedene Typen von Lichtsinnzellen. Den einen derselben lernten wir schon früher kennen, ein Umwandlungsprodukt von Zellen mit Stiftchensäumen (s. § 19), die zu Plättchensätzen zusammengewachsen sind, die anderen drei Arten sind einfacher gebaut und zeigen die Eigenarten von Stiftchensaumzellen noch deutlicher, über die histologischen Details giebt Hesse genaue Auskunft.

Die Hauptretinazellen mit ihren Plättchensätzen stehen in doppelter Phalanx in der Horizontalebene, von den drei anderen Arten Lichtsinnzellen liegt die eine als geschlossene Gruppe an dem nach außen gerichteten Ende des Sehepithels, die zweite kommt zwischen der Streifenretina und dem peripheren Teil des Auges zerstreut vor und zwar nahe dem Retinastreifen zahlreicher, weiterhin spärlich. Endlich findet sich der vierte Typus im ventralen Teile des Auges verteilt.

Bei den Heteropoden sowohl wie bei Leptoplana und noch bei manchen anderen Tieren ist durch die verschiedenartige Verteilung der Sehzellen der optische Raum in Kugelsektoren geteilt, die in ihrer Einwirkung auf das Nervensystem als qualitativ verschieden angesprochen werden dürfen. Es ist aber auch möglich, dass eine Verschiedenheit der Einwirkung des optischen Raumes derart erreicht wird, dass die Flächen verschiedener Kugelschalen qualitativ verschiedene Eindrücke hervorrufen. So darf man wohl den Befund interpretieren, dass bei Agrion (s. Fig. 47) und Aeschna in den Stirnaugen zwei Schichten von Lichtsinnzellen hintereinander liegen, so dass offenbar die Objektpunkte, die die eine Fläche maximal erregen, auf einer anderen Kugelfläche liegen, wie die Punkte, durch die die andere Retinafläche erregt wird. Es würde dadurch z. B. erreicht werden, dass die Bewegung eines Körpers, der sich im Visierradius nähert oder entfernt, genau erkannt werden könnte, unabhängig von der Veränderung der Bildgröße, auf die wir ja bei der Beurteilung von Bewegung im Visierradius angewiesen sind.

Fig. 48.

Medianschnitt durch ein Pigmentbecherocell von Drepanophorus spectabilis. Nach Hesse. *fsz* faserförmige Sehzellen; *ksz* kolbige Sehzelle; *amb* das Auge vorn abschließende Membran; *sn* Sehnerv; *pbk* Kern der Pigmentbecherzellen.

Die weiteste Verbreitung unter den Differenzierungen einzelner Abschnitte des Sehepithels hat unstreitig die besondere Ausbildung des Centrums der Sehorgane zu einem Bezirk besonders scharfer Auffassung der Lichteindrücke, mit anderen Worten, die Ausbildung einer Area centralis.

Die Gestaltung, die dies Gebilde im Stamme der Wirbeltiere erfährt, wird weiter unten näher dargestellt werden, hier soll nur die weite Verbreitung des Prinzips an einigen Beispielen aus der Fülle des Materials der Wirbellosen erläutert werden.

Schon im Stamme der Plathelminthen kommt eine derartige Bildung vor. Bei Drepanophorus spectabilis Qtof. (s. Fig. 48) wird das Centrum des Verbandes der Lichtsinnzellen von einem Bündel faserförmiger Sehzellen eingenommen, die in der Peripherie nicht vorkommen, die Fasern verlaufen in der Richtung der Achse des Pigmentbecherocells (Hesse 136).

Unter den Arthropoden ist eine besondere Ausgestaltung des Mittelpunktes der Retina als Area centralis bei Myriapoden und Spinnen vielfach

bekannt, auch bei Insekten kommt derartiges vor, z. B. die strichförmige Area bei Acilius sulcatus.

Hier zieht quer durch die Retina eine Spalte, an deren beiden Seiten Sehelemente von besonderer Ausbildung stehen, sie sind nicht nur 3—5 mal länger und schlanker als die übrigen Sehelemente, sondern weichen auch in der Form von diesen ab.

Auch bei Cephalopoden ist die Ausbildung einer Area centralis bekannt. CHUN (189) fand bei Bathyteuthis eine, auf einen kleinen Bezirk beschränkte ganz außergewöhnliche Verlängerung der »Sehstäbchen«, die hier 400 bis 500 μ lang sind, die längsten Sehelemente, die bisher überhaupt im Tierreich beschrieben worden sind, wohl viermal länger, als die längsten Sehelemente, die wir bei Wirbeltieren kennen.

Das Sehepithel der Wirbeltiere.

§ 43. Am Sehepithel der Wirbeltiere können wir, als an einem speciellen Beispiel, verfolgen, in wie mannigfacher Weise die allgemeinen Regeln, die wir für die Verbände von Lichtsinnzellen aufstellten, zur Durchführung gelangen.

In erster Linie handelt es sich um eine möglichst günstige Raumausnutzung. Eine relativ sehr große Anzahl von Zellen soll auf kleinem Raum untergebracht werden. Dabei können die Zellkörper in ganz anderer Weise, mehrschichtig, oder in anderen Meridianen als die zugehörigen Endelemente untergebracht werden, so dass die Art der Raumausnutzung für beide etwas verschieden ausfällt. Für die Außenglieder einer bestimmten Form von Sehelementen ist die maximale Zahl, die auf einer gegebenen Fläche untergebracht werden kann, ja durch die Dicke, durch den Querschnitt bestimmt. Wählt man als Flächeneinheit den qmm und dividiert mit der Flächengröße der betreffenden Außenglieder in diesen Wert, so erhält man die Zahl von Sehelementen, die im Maximum auf einem solchen Flächenraum stehen könnten. Diese Werte sind ungeheuer verschieden in den verschiedenen Klassen der Vertebraten, wie folgende Zusammenstellung einiger Beispiele zeigt. Es würde die mögliche Maximalzahl von Sehelementen auf 1 qmm in Tausenden betragen bei

Mus decumanus	1400
Chamaeleo (Fovea centralis) . . .	756
Passer domesticus (Fovea centralis)	444
Perca	250
Argyropelecus	250
Homo (Fovea centralis)	160
Sus scrofa	183
Chamaeleo (Peripherie)	125

Anguis fragilis	115
Passer domesticus (Peripherie) . .	75
Gobio fluviatilis	77
Rana	23
Amblystoma	5,1
Spelerpes	2,5

Eine ausführliche Tabelle dieser Werte findet sich bei Besprechung der physiologischen Augentypen.

Diese Werte schwanken also um das 600fache, von fast $1\frac{1}{2}$ Million bis zu 2500. Thatsächlich werden viele dieser möglichen Zahlen gar nicht erreicht, da meist die Raumausnutzung keine ganz ideale ist. Fast vollständig deckt sich die berechnete Maximalzahl für die Elemente der Fovea centralis des Menschen mit den üblichen Angaben über die Zapfenzahl in diesem Bezirk. Die schon sehr niedrige Zahl für den Frosch, 23000, ist wohl noch zu hoch, da hier die Stäbchen noch meßbare Zwischenräume zwischen sich lassen.

Genauer erhält man die wirkliche Zahl der Sehelemente auf 1 qmm, wenn man auf einer bestimmten gemessenen Strecke am Retinaquerschnitt (oder Flächenbild) die wirklich vorhandenen Elemente zählt und dann auf den qmm umrechnet.

Ist also infolge unvollständiger Raumausnutzung die Zahl der Elemente einer bestimmten Form und Größe oft geringer, als der berechneten Maximalzahl entspricht, so wächst die Gesamtzahl der Elemente wieder dadurch, dass mehrere Etagen verschiedeuartig gebauter Elemente auf demselben Retinastück stehen können.

Das beste Beispiel einer solchen Doppelausnutzung der Retinafläche bieten die Fische, bei denen die Innenglieder der langen, stäbchenartigen Elemente, die die Hauptmasse der Sehelemente bilden, fadenförmig sind, infolgedessen viel weniger Platz einnehmen als die cylindrischen Außenglieder und so für die kürzeren »Zapfen« reichlich Platz übrig lassen. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Amphibien. Zwischen den Innengliedern der plumpen cylindrischen Elemente, die in Masse auftreten, bleibt reichlich Raum für die verschiedenartigen Sorten der sogenannten »Zapfen«.

Bei Säugetieren ist im allgemeinen eine derartige Verteilung nicht zu beobachten, doch kommt sie z. B. beim Schwein in ganz charakteristischer Weise vor, indem hier die Stäbcheninnenglieder eine entsprechende Deformation erleiden und den bauchigen Zapfen zwischen sich fassen (s. Fig. 32).

Die Zahl der Sehelemente, die so gewissermaßen als Lückenbüßer zwischen den größeren Elementen stehen, ist meist geringer als die der überragenden Formen. Es können aber auch Sehelemente von anatomisch

gleichem Bau in zwei Etagen angeordnet sein, wie das z. B. bei den Sehelementen von Petromyzon der Fall ist, wo ganz regelmäßig ein Sehelement der oberen und unteren Reihe abwechselt.

Eine Reihe genauerer Bestimmungen über die Zahl der Endelemente auf der Flächeneinheit verdanken wir A. Schäfer (226), die die Zahl der Sinneszellen (Stäbchen + Zapfen) auf einem Quadrat von 23 μ Seitenlänge bestimmte. Aus ihren Angaben berechnet sich die Zahl der Elemente pro 1 qmm in Tausenden folgendermaßen:

Karpfen (Cyprinus)	510
Schill (Lucioperca sandra)	170
Forelle (Salmo)	303
Rana esculenta	95
Ochsenfrosch (R. mugiens)	142
Schildkröte (Testudo graeca)	76
Gans (Anser)	284
Huhn (Gallus)	265
Hänfling (Acanthis)	321
Kauz (Syrmium aluco)	680
Mäusebussard (Buteo vulgaris)	321
Grünling (Fringilla chloris)	170
Rotkehlchen (Crithacus rubeculus)	293
Kaninchen (Lepus cuniculus)	472
Fledermaus (Vespertilio murinus)	472
Igel (Erinaceus europaeus)	340
Rind (Bos taurus)	358
Pferd (Equus caballus)	303
Schaf (Ovis aries)	340
Hausratte (Mus rattus)	530
Affe (Pithecus)	189
Delphin (Delphinus delphis)	283
Ziege (Capra)	283
Hase (Lepus timidus)	378
Katze (Felis domestica)	397
Schwein (Sus scrofa)	425
Hund (Canis familiaris)	227
Meerschweinchen (Cavia cobaya)	303

Die Zahlen stimmen nicht ganz mit denen überein, die oben mitgeteilt wurden, was auf der verschiedenen Art der Bestimmung beruht. Die Zahlen Schäfer's sind als die prinzipiell besser bestimmten anzusehen.

§ 44. Viel mehr Raum als die Endelemente erfordern im allgemeinen die Körper der Sehzellen mit ihren Kernen. Der Teil der Retina, der diese Abschnitte enthält, wird nach altem Herkommen in der Histologie als die »äußere Körnerschicht« bezeichnet.

Übertrifft der Durchmesser des Zellkörpers, der seine größte Dimension stets im Bereich des Kerns hat, den Durchmesser des Sehelementes nicht, so ist nur eine einfache Lage von »äußeren Körnern« zu erwarten, entsprechend der einfachen Phalanx der Sehelemente, oder es kann, bei Einschiebung kleinerer Netzhautelemente unter längere, die Andeutung einer zweiten Reihe zu stande kommen.

Für die Sehelemente mit stark bauchigem Innengliede, die nach alter Nomenclatur zu den Zapfen gehören, trifft dies Verhältnis häufig zu, ebenso aber auch für cylindrische Sehelemente, die besonders dick sind, und so finden wir denn die am wenigsten stark entwickelten äußeren Körnerschichten bei Formen mit dicken Sehelementen.

Bei Petromyzon entspricht jeder der Etagen der Sehelemente eine einfache Schicht von Sehzellkörpern. Bei Lacerta viridis und Tropidonotus, wo nur Sehelemente mit bauchigen Innengliedern vorkommen, liegen die Kerne der Sehzellen in einer etwas unregelmäßigen, stellenweise in zwei Reihen. Beim Frosch, Salamander und Axolotl mit ihren gewaltig dicken »Stäbchen« genügen, trotz der dazwischenliegenden zahlreichen Zapfen, zwei Schichten, um alle Zellkörper zu beherbergen, ebenso bei Alligator und Schildkröte, die wieder nur »Zapfen« besitzen. Auch der Stör hat nur zwei Schichten.

Beim Perlhuhn sind etwas unregelmäßig zwei bis drei Schichten vorhanden, bei der Taube nur zwei Schichten, die meisten Vögel haben ihrer drei, einige vier Reihen. So ist es z. B. in der Fovea centralis des Sperlings mit ihren äußerst dünnen Elementen. Drei Schichten von Kernen haben auch Hecht und Forelle, sowie Triton cristatus. Vier bis fünf Schichten kommen bei Fischen häufig vor, z. B. beim Barsch, ja einige haben sechs Schichten, z. B. Bleye, Schleie und Kaulbarsch (Denissenko 49).

Unter den Säugetieren schwankt die Zahl der Schichten, entsprechend recht verschiedener Dicke der Endelemente, im allgemeinen zwischen vier und sieben Schichten, und das dürfte auch genug sein, um auch eine sehr bedeutende Menge feiner dünner Sehelemente unterzubringen, wie es z. B. bei der Ratte nötig ist.

Demgegenüber ist es sehr auffallend, dass man bei einigen Säugetieren ganz enorm viel dickere »äußere Körnerschichten« findet, obgleich weder die Endelemente besonders dünn noch die Zellkörper besonders voluminös sind. In erster Linie sind hier die Wassersäugetiere zu nennen. Am wenigsten stark tritt diese Eigentümlichkeit noch bei den Bartenwalen hervor, doch hat Balaenoptera physalus auch immerhin schon 12 Schichten »äußere Körner«.

Unter den Pinnipediern haben Halichoerus, Odobaenus und Phoca vitulina 20 Schichten, Otaria jubata 23, Macrorhinus leoninus 25 und Phoca barbata 26—28. Ganz ähnlich sind die Werte für die Denticeten. Hier hat Phocaena 20, Delphinapterus 22 und Hyperoodon sogar 31 Schichten äußere Körnerzellen übereinander.

Die Schicht der äußeren Körnerzellen stellt im allgemeinen nur das Sinnesepithel dar, es liegen keine anderen Elemente in ihr, abgesehen von den Landolt'schen Kolben, die von den Bipolaren direkt versehen werden, es muss also die Zahl der Kerne, die die äußere Körnerschicht enthält, gleich sein der Zahl der Endelemente, jedenfalls in Bezirken, die den normalen Bau zeigen und nicht als Fovea centralis besondere Anordnungen der Zellkörper aufweisen.

Für eine Reihe von Tieren ist diese Berechnung durchgeführt und hat eine sehr gute Übereinstimmung der berechneten Zahlen ergeben, so z. B. bei Petromyzon, bei Columba, Bubo, Ovis, Sus, Cricetomys, Equus, Gulo und Homo, hier enthält das Sinnesepithel wirklich nur die Sinneszellen. Die Art der Berechnung aus den Zahlenverhältnissen der Elemente auf Querschnitten involviert einen recht bedeutenden Fehler, der wohl auf fast 100% steigen kann, so dass, wenn auch die Rechnung etwa doppelt so viele äußere Körnerzellen ergeben würde als Endelemente, doch noch nicht mit Sicherheit auf das Vorkommen von Zellen im Sehepithel geschlossen werden könnte, die keine Sinneszellen sind. So berechnet sich z. B. beim Rinde die Zahl der äußeren Körner auf 1,8 der Sehelemente, was noch innerhalb der Fehlergrenzen liegen könnte.

Wenn dagegen beim Tiger 3,5mal so viel äußere Körnerzellen berechnet werden, wie Stäbchen auf denselben Flächenraum, so liegt das sicher außerhalb der Fehlergrenzen, und wir können mit Sicherheit behaupten, dass hier auch andere Zellen als die Sehzellen vorkommen müssen. Noch erheblich größer sind die Unterschiede in der Zahl der Sehzellen und der äußeren Körnerzellen bei den Wassersäugetieren; so übertrifft die Zahl der äußeren Körner jene der Sehelemente bei Delphinapterus um das 5fache, bei Hyperoodon sind es 6mal so viel, bei Odobaenus und Phocaena 7, Balaenoptera physalus 9, Otaria jubata 10, Phoca barbata 11, Phoca vitulina 13 und bei Macrorhinus gar 15mal so viel.

Die Wassersäugetiere und der Tiger sind durchaus nicht die einzigen Säugetiere mit so bedeutender Entwicklung der äußeren Körner. So hat z. B. Lutra vulgaris mit 12 Reihen äußerer Körner fast 5mal so viel Zellen wie Endelemente, während andere Raubtiere, z. B. Gulo borealis mit 5 Reihen und der Löwe mit 8 Reihen, Zahlen aufweisen, die denen der Sehelemente entsprechen. Unter den Beuteltieren zählt man bei Aepyprymnus rufescens 17 Reihen äußerer Körner, was einer Zahl von 730—

740000 auf 1 qmm entspricht, sicherlich viel mehr als Sehelemente auf diesem Raume vorhanden sind. Der Beuteldachs (Perameles) wiederum hat mit 6 Reihen äußerer Körner nicht mehr Zellen, als der Zahl seiner dünnen Stäbchen entspricht.

Welche Bedeutung diese überzähligen Zellen haben, kann erst weiter unten erörtert werden.

§ 45. Die Lagen der äußeren Körner beginnen unmittelbar vitrad von der Limitans externa. In den mittleren Partien der Netzhaut kommt es anscheinend nicht vor, dass sich Verbindungsteile zwischen die Sehelemente und die Kerne ihrer Zellen einschieben. Dagegen grenzen die äußeren Körner nicht überall direkt an die Granulosa externa, sondern bei manchen Sauropsiden schiebt sich zwischen die Körner und die Granulosa eine Schicht, die unter dem Namen der Henle'schen Faserschicht bekannt ist und in der Area centralis sich auch bei anderen Wirbeltierklassen findet. Diese Schicht entsteht durch eine starke Verlängerung der vitralen Teile der Zellkörper, die zu dünnen Fasern ausgezogen sind.

Bei Lacerta viridis und Tropidonotus natrix finden sich solche Fasern in der ganzen Retina, jede Faser verläuft hier einzeln zur Granulosa externa. Bei anderen Formen, z. B. Adler und Falken, finden sich ebenfalls diese Henle'schen Fasern, verlaufen hier aber derart, dass eine ganze Gruppe zu einem Strang vereinigt der Granulosa zuzieht.

§ 46. Von wesentlicher Bedeutung für die Funktion eines Sehepithels erschien der Besitz qualitativ verschiedener Endelemente, wie sie ja die Wirbeltiere in Menge haben (s. o.) und die gesetzmäßige Verteilung dieser verschiedenen Elemente auf die Fläche des Sehepithels. Es wird also die weitere Aufgabe sein, darzustellen, welche qualitativen räumlichen Verschiedenheiten die Mosaik der Sehelemente bei den Wirbeltieren aufzuweisen hat.

Von einer systematischen Kenntnis der Topographie der Netzhautelemente sind wir noch weit entfernt, die Angaben über die Verteilung der einzelnen Arten von Sehelementen sind immer mehr gelegentlich gemacht.

Für Fische haben wir einige Daten, die Th. Beer (115) angiebt, zu erwähnen.

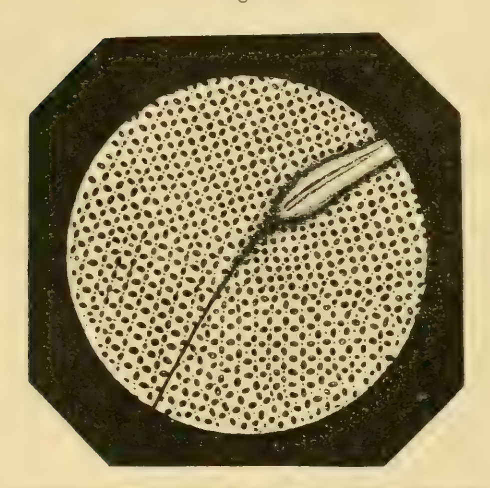
Bei Scorpaena scrofa stehen die zwei Arten von Sehelementen auf große Strecken und bis weit in die Peripherie hin in ganz geraden Linien. Es wechselt immer eine Reihe, die nur aus großen Zapfen besteht, mit einer Reihe ab, in der zwischen je 2 großen Zapfen ein kleiner angeordnet ist.

Die ganz ähnliche Anordnung der Sehelemente bei Blennius ocellaris zeigt Fig. 49, hier sind die Querschnitte der großen Zapfen deutlich elliptisch.

Bei Amphibien fällt die Betrachtung des Sehepitels von der Fläche die Verteilung der beiden Typen von Sehelementen mit cylindrischem Außengliede durch die verschiedene Färbung auf. Die Elemente mit den kurzen Außengliedern sind grün und liegen in viel geringerer Zahl als die roten zwischen diesen einzeln verteilt, ohne dass ein Bezirk besonders reich an ihnen wäre.

Etwas reichlicher sind die Angaben über die Verteilung der einzelnen Elemente in der Retina der Vögel, jedenfalls so weit sie durch den Besitz verschieden gefärbter Ölkugeln leicht von einander zu unterscheiden sind. So giebt Heinemann an (30), dass sich beim amerikanischen Ziegenmelker (Siphonorhis americana) in den unter dem Horizontalmeridian gelegenen Netzhautpartien auffallend wenige und kleine Ölkugeln finden, namentlich fehlen die roten und gelben ganz, im oberen Abschnitt kommen diese reichlich vor und auch die übrigen Ölkugeln sind größer als im unteren Retinateil.

Fig. 49.



Blennius ocellaris (9 cm lang). Kleiner Teil der unteren Hälfte des ophthalmoskopischen Gesichtsfeldes. Unterer Teil der Papille und Ursprung des Processus falciformis. Ophthalmoskop. Vergr. ca. 80 fach.
Nach Th. Beer.
Man sieht die Anordnung der Netzhautelemente.

Beim Sperber ist die Netzhautperipherie ärmer an roten und gelben Kugeln, als die Mitte, während bei einer Ralle gerade peripher reichlich rote und gelbe Kugeln vorkamen, während sie central fast ganz fehlten.

Über die Zahlenverhältnisse der einzelnen farbigen Öltropfen haben wir einige Angaben. Bei Cypselus apus kommen auf 30 bis 35 hellgelbe resp. farblose Öltropfen etwa je ein roter und ein orangefarbener, bei Hirundo rustica sind etwa 5 % der Öltropfen rot und ebenso viele orange, bei Falco buteo machen rote und orange Öltropfen zusammen ca 26 % der Gesamtzahl aus.

Was die absolute Menge der Öltropfen anlangt, so wird angegeben, dass bei Falco buteo 11,26 Tropfen auf 1 qmm entfielen, bei der Eule 11,89, die in diesem Falle ungefärbt sind.

Bei Huhn und Taube ist ein Bezirk, das bekannte rote Feld, durch besonders reichliches Auftreten der roten Tropfen charakterisiert, während in den übrigen Netzhautbezirken rote, gelbe, grüne und farblose Kugeln in verschiedenster Kombination zusammenliegen.

Vom Turmfalken erwähnt KÜHNE, dass je eine rubinrote Kugel mit einer kleineren orangefarbenen zusammenliegt, zwischen diesen Paaren liegen eine größere Anzahl gelbgrüner und farbloser.

Bei den Säugetieren liegen die Verhältnisse relativ einförmig, es handelt sich im wesentlichen immer nur um das verschiedene Zahlenverhältnis der Zapfen zu den Stäbchen, das in den einzelnen Netzhautbezirken sehr verschieden ist.

§ 47. Wir haben bis jetzt nur die Verteilung der Sehelemente auf einem mittleren Stück Netzhaut betrachtet, ohne zu berücksichtigen, dass es Bezirke giebt, die in sehr charakteristischer Weise von der Struktur der übrigen Retina abweichen.

Es sind dies die Gegend der Ora terminalis und die Gegend der Area centralis.

Die Besonderheiten der Ora terminalis sind relativ rasch erledigt, sie bestehen eigentlich nur darin, dass die specifischen Netzhautelemente immer spärlicher werden und schließlich ganz verschwinden. An ihre Stelle tritt das Epithel der Pars ciliaris und iridica retinae. Die Art und Weise des Aufhörens der Netzhaut ist etwas verschieden.

Bei Fischen z. B. erfolgt der Übergang sehr plötzlich, während bei Säugetieren allmählich die Außenglieder kürzer werden, die »Zapfen« an Zahl mehr und mehr abnehmen und endlich mit einem typisch gestalteten Wulst epithelialer Zellen das Sinnesepithel sein Ende erreicht.

Viel interessanter und wichtiger sind die Veränderungen, die die Netzhaut in den Bezirken erfährt, die wir als Areae centrales bezeichnen. Es sollen hier nur die Veränderungen des Sinnesepithels besprochen werden, die höchst charakteristischen Leitungsverhältnisse der Area kommen erst weiter unten zur Darstellung.

§ 48. Die Veränderung der Sehelemente im Bereiche eines Bezirkes, der in bevorzugter Weise als Area centralis ausgestattet ist, besteht durchweg darin, dass mehr Elemente auf der Flächeneinheit untergebracht werden. Das wird einerseits dadurch erreicht, dass die einzelnen Elemente dichter stehen als an anderen Netzhautstellen, und dass die einzelnen Elemente dünner werden.

Auch Veränderung in den Längenmaßen kommen zur Beobachtung, doch sind diese nicht eindeutig. Während bei Fischen und Säugetieren die Länge der Sehelemente in der Area größer ist, als in den außerhalb dieses Bezirkes gelegenen Netzhautteilen, werden bei Vögeln umgekehrt die Elemente in der Area nicht nur dünner, sondern auch kleiner, z. B. beim Sperling (GREEFF).

Entsprechend der relativen Vermehrung der Sehelemente im Bezirk der Area sind eine größere Anzahl von Zellkörpern unterzubringen, und man muss daher erwarten, dass die äußere Körnerschicht hier eine Verdickung erfahren würde. Das trifft aber nicht in dieser Allgemeinheit zu.

Chievitz (78 a, b, 89 a), dem wir die ausführlichsten vergleichenden Studien über die Area centralis verdanken, betont, dass sich die äußeren Körnerschichten im Bereich der Area verschieden verhalten, je nachdem, ob sie in den übrigen Teilen der Retina mit vielen oder wenigen Zelllagen ausgestattet sind. Bei den Formen, deren äußere Körnerschicht sehr dick ist, verdünnt sie sich im Bereiche der Area, die dünnen äußeren Körnerschichten dagegen erfahren in der Area eine Verdickung.

Die Netzhäute mit besonders dicken äußeren Körnerschichten gehören wohl zu denen, die, wie oben erwähnt, noch andere als die Sehzellen in der äußeren Körnerschicht enthalten und es scheint, dass diese anderen »überzähligen« Zellen in der Area fehlen auch bei den Formen, die sie in der Netzhautperipherie besitzen.

Die Verdickung der dünnen äußeren Körnerschichten ist einfach auf Rechnung der Vermehrung der Sehelemente zu setzen.

Diese Veränderungen in der relativen Zahl der Sehelemente und äußeren Körnerzellen sind typisch für eine Area centralis und in ihrer funktionellen Bedeutung verständlich, wie unten gezeigt werden wird.

Eine andere Veränderung, die auch noch gelegentlich an der Area vorkommt, ist nicht unbedingt bezeichnend für diese Region, es ist die Entwicklung einer Henle'schen Faserschicht, deren Vorkommen in anderen Netzhautpartien schon erwähnt wurde. Eine Eigenschaft mancher Areae dagegen, die anscheinend in der übrigen Retina sich nicht wieder findet, ist die Entwicklung langer Fasern zwischen der Limitans externa und den Körpern der Sehzellen, also gewissermaßen eine Henle'sche Faserschicht sklerad von den äußeren Körnern, während die normale vitrad liegt. Als Beispiel sei die Area centralis des Sperlings angeführt (Greeff).

Das Vorkommen einer Area centralis ist sehr verbreitet in allen Klassen der Wirbeltiere, kommt aber, soviel wir wissen, nicht allen Vertebraten zu (Chievitz). Ihr Vorkommen oder Fehlen scheint in keiner Beziehung zu der Nähe der Verwandtschaft der einzelnen Formen zu stehen. Die Form, Ausdehnung und Lage der Area centralis ist für jede Species ganz charakteristisch, zeigt aber große Verschiedenheiten unter den einzelnen Formen.

Am verbreitetsten ist eine rundliche Area im Augenhintergrunde, mehr oder minder in seiner Mitte. Daneben kommen aber auch anders gestaltete Areae vor. So hat z. B. das Pferd eine horizontal stehende streifenförmige Area, während sich bei Zahnwalen (nur bei Embryonen nachgewiesen) eine vertikal stehende streifenförmige Area findet. Auch bei Krokodil und Frosch finden sich horizontale streifenförmige Areae.

Am reichsten ausgestattet sind in dieser Hinsicht die Vögel. Hier kommen in einem Auge mehrere getrennte Areae vor, z. B. zwei runde Areae (H. Müller).

Auch die Kombination von runder und streifenförmiger Area kommt vor und zwar sowohl eine wie zwei runde Areae mit einer streifenförmigen kombiniert. Die Kombination zweier Areae centrales finden wir auch bei Säugetieren.

Hier kommt, wie bei den Vögeln, eine runde Area vor, die dem binokularen Sehen dient, und dementsprechend um so mehr lateral gelegen ist, je größer die Divergenz der Augenachsen ist. So liegt diese Area beim Pferd ganz nahe der Ora terminalis retinae am lateralen Ende der Streifenarea, die in horizontaler Richtung dicht oberhalb des unteren Tapetumrandes den Augenhintergrund durchzieht.

Beim Rind ist der Abstand der runden Area von der Retinagrenze etwas größer, sonst ist die Anordnung dieselbe, ebenso beim Schwein. Bei Schaf und Ziege fehlt dagegen die Streifenarea.

Die specielle Entwicklung einer Area als Fovea centralis wird bei Darstellung des Gehirnteils der Retina erwähnt werden.

3. Die centralen Verbindungen der Lichtsinnzellen.

Allgemeines.

§ 49. Die einfachste reizleitende Verbindung eines Sinnesorganes mit einem Bewegungsorgan (Erfolgsorgan) ist wohl in den Einrichtungen der Pflanzen gegeben. Beim euphotometrischen Laubblatt vermittelt eine Reihe von Zellen, denen wir besondere physiologische Fähigkeiten, z. B. in bezug auf Reizleitung, anatomisch nicht ansehen können, die Verbindung der lichtreizbaren Zellen der Blattspreite und den Zellen, die die Bewegung vermitteln. Im Prinzip bleibt das Bild der Verbindung vom Lichtsinnorgan und Bewegungsorgan immer dasselbe, stets ist eine Reihe von Zellen zwischen beide eingeschaltet, die im Tierreich allgemein den Charakter von Ganglienzellen haben, also in ganz specieller Weise ausgestattet sind.

Bei der primitivsten Form des Nervensystems, das wir kennen, bei den Nervennetzen z. B. der Coelenteraten, erfolgt die Verbindung der Lichtsinnorgane mit dem Nervennetz in ganz derselben Weise, wie die Verbindung der übrigen Sinnesorgane, und durch Lichtreize werden auch ganz dieselben Reaktionsbewegungen ausgelöst, wie durch andere, mechanische, thermische oder chemische Reize.

In dem Maße, wie eine immer weitergehende Centralisierung der Leistungen des Nervensystems erfolgt, schließen sich die Lichtsinnorgane mehr und mehr den centralen Partien der Nervensysteme an, bezw. es

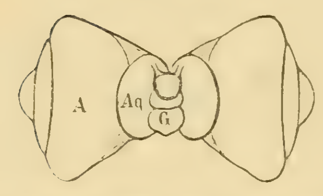
bilden die Centren, die den optischen Sinnesorganen dienen, einen bedeutenden, nicht selten den größten Teil der nervösen Centralorgane überhaupt.

Die Erkenntnis der direkten Beziehung bestimmter Teile des Centralnervensystems zu den Lichtsinnorganen ist häufig dadurch sehr erschwert, dass diese Teile nicht räumlich von den übrigen Teilen, die anderen Funktionen dienen, getrennt sind.

Bei der Mehrzahl der Wirbellosen zieht sich das proximale Ende der Lichtsinnzelle in einen langen Nervenfortsatz aus und nur in wenigen Fällen wissen wir bisher, in welcher Weise die Endbäumchen dieser Nervenfasern untereinander und zu anderen Elementen des Centralnervensystems in Beziehung stehen.

Bei vielen von den Tieren, bei denen die centralen Stationen des Lichtsinns räumlich von den rezipierenden Elementen getrennt sind, sind sie gegenüber der Masse des übrigen Centralnervensystems als Ganglion opticum anatomisch zusammengefasst, so dass dadurch eine erste Orientierung über den relativen Anteil dieser Centra am Aufbau des ganzen Centralnervensystems möglich ist.

Fig. 50.



Gehirn und Augen eines 16 cm langen Todarodes veranyi (Cephalopod). Nach Th. Beer. Natürliche Größe. A Auge; Aq Augenganglion; G Gehirn.

So übertrifft z. B. (s. Fig. 50) bei Cephalopoden das Ganglion opticum (nach Hensen 138) im allgemeinen das ganze übrige Centralnervensystem an Größe. Beim Nautilus allerdings, mit seinem primitiven Auge, fehlt ein getrenntes Ganglion opticum ganz, was deutlich zeigt, dass die weniger differentierten Eindrücke des Sinnesorgans auch central weniger verarbeitet werden.

Über die Art und Weise, wie die nervösen Fortsätze der Sehzellen untereinander und mit anderen Nervenelementen in Verbindung treten, können wir nur in vereinzelten Fällen bei Wirbellosen etwas sagen.

Den Verlauf der Nervenfasern durch die in der Vierzahl vorhandenen optischen Ganglien hat Grenacher für Mysis vulgaris und flexuosa (Schizopoden) beschrieben. Die Nervenfasern verdünnen sich central erheblich und treten in das erste Ganglion, wo sie nicht weiter zu verfolgen sind, S. 120: »Hinter demselben aber erscheinen sie wieder, um sich hier einer möglichst vollständigen Kreuzung zu unterwerfen, derart, dass die vom äußersten rechten Rande des ersten Ganglion kommenden Fasern zum äußersten linken Rande des zweiten Ganglion treten, und umgekehrt, und nur die in der Achse des Augenstiels gelegenen ziemlich gerade durchtreten.«

Zwischen dem zweiten und dritten Ganglion unterliegen die Fasern einer ganz gleichen abermaligen Kreuzung, S. 121: »Nach dem abermaligen

Heraustreten aus diesem erfolgt eine nochmalige, aber, wie es scheint, nicht so streng geregelte, vielleicht nur partielle Kreuzung; hierauf treten die Fasern ein in das vierte Ganglion . . . und treten endlich aus diesem in das Innere des Cephalothorax zum eigentlichen Centralnervensystem« . . .

§ 50. Über den viel interessanteren Punkt, die Verbindung der Sehnervenfasern mit den Ganglienzellen, konnten die älteren Forscher nichts ermitteln. Erst die Golgi-Methode hat auch hier einiges Licht gebracht. Allerdings sind erst wenige Untersuchungen an Wirbellosen mit ihr ausgeführt.

Retzius (220) beschreibt für Daphnia den Bau der optischen Centren.

Hinter dem Komplexauge, und mit ihm durch eine ganze Anzahl isolierter Stränge (optischer Bahnen) verbunden, liegt zunächst ein größeres Ganglion opticum, dem sich zwei dicht aneinander liegende kleine Ganglien anschließen, die ihrerseits mit dem Gehirnganglion verbunden sind.

Die Ganglien bestehen alle aus einer Rindensubstanz, die die Kerne der Ganglienzellen enthält, und einer Marksubstanz, in der die Verzweigungen der Nervenenden erfolgen.

Die Sehfaserstränge treten aus dem Auge in das große Ganglion opticum, durchsetzen die Rindenschicht und enden mit konisch erweiterten und fein verästelten Füßchen in dem Geflecht des Markes. Über die Verzweigungen der Ganglienzellen in den Ganglien giebt Retzius (220) folgendes an:

Es giebt drei Typen der Verbindung. Erstens Zellen, die sich nur in der Marksubstanz des Ganglions verzweigen, dem sie angehören. Zweitens Zellen, die in jede Abteilung des optischen Ganglion einen Ast senden, sich dort verästeln, und außerdem noch einen mehr oder weniger starken Ast nach hinten in das Hirnganglion senden und so alle drei Ganglien miteinander verbinden. Schließlich giebt es noch Zellen, welche sich nur in einer Abteilung der optischen Ganglien und im Hirnganglion verzweigen.

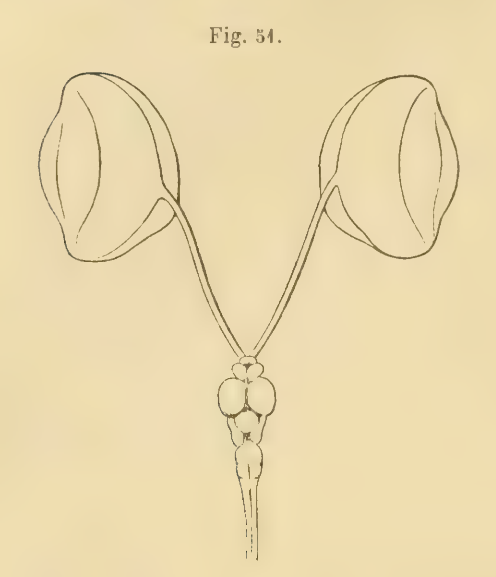
Jedenfalls zeigt diese Anordnung, dass auch hier, wie wir das bei Wirbeltieren in so ausgedehntem Maße kennen lernen werden, zwei Systeme von Elementen vorkommen: Solche die eine direkte Verbindung zwischen Sinneszellen und Gehirn herstellen, und solche, durch deren Verzweigungen Verbindungen der Nervenenden desselben Niveaus vermittelt werden (Horizontalverbindungen).

Noch größer, oder jedenfalls noch deutlicher hervortretend, ist die Ähnlichkeit zwischen dem Bau der centralen Leitungsapparate bei Wirbeltieren und Cephalopoden.

Die Trennung des Sinnesepithels von dem Gehirnteil der Netzhaut, die wir in der Darstellung auch für die Wirbeltiere durchgeführt haben, ist bei den Cephalopoden anatomisch feststellbar.

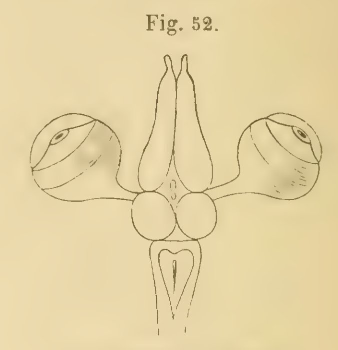
Die »Netzhaut« dieser Tiere besteht nur aus der Schicht der Sinneselemente, deren Basalenden sich in Nervenfasern verlängern, die zu zahl-

Fig. 51.



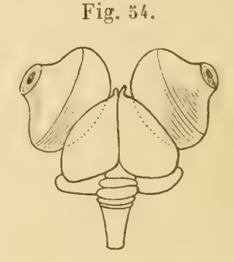
Lophius piscatorius. Vergleichende Darstellung von Gehirn- und Augengröße. Nach Th. Beer.

Fig. 52.



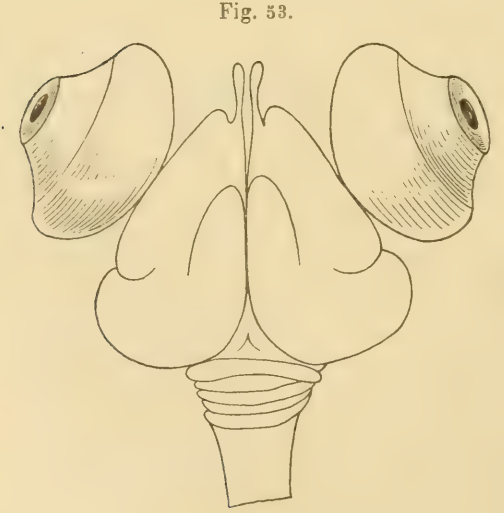
Rana. Gehirn und Auge.

Fig. 54.



Cypselus apus. Gehirn und Auge.

Fig. 53.



Anser domesticus. Gehirn und Auge.

reichen Bündeln vereinigt, den Bulbus verlassen und in das Ganglion opticum eintreten, das, ein bohnenförmiges Gebilde (*Ag* in Fig. 50), zwischen Bulbus und Gehirn liegt, äußerlich mehr dem Gehirn angehörig, dessen voluminösesten Teil es bildet.

Die Retinalfasern senken sich in die Rinde des Ganglion opticum ein und enden hier mit feinen Endbäumchen, die mit den Verzweigungen einer Kategorie von Zellen in Verbindung treten, in denen wir das Analogon der Bipolaren zu erkennen haben (Lenhossék). Die Bipolaren liegen zu einer »inneren Körnerschicht«

vereinigt und senden central ihre Fortsätze in das Marklager des Ganglion opticum, das die Ganglienzellen enthält, die dem Ganglion nervi optici der Wirbeltiere entsprechen und deren Fortsätze auch hier die Verbindung des Ganglion mit dem Gehirn vermitteln, in dem sie zu einem kurzen, dicken »Tractus opticus« zusammentreten, der dem Nervus und Tractus opticus der Wirbeltiere zu parallelisieren wäre.

In bester Analogie mit dem Bau der Wirbeltierretina finden sich ferner im Augenganglion der Cephalopoden noch Zellen, die durchaus den Horizontalzellen der Retina entsprechen und deren Verzweigungen in der plexiformen Schicht erfolgen, wo sie offenbar eine Verbindung zwischen den Endausbreitungen der Sinneszellen oder der Bipolaren vermitteln.

Wenn wir bedenken, dass eine Homologie, d. h. eine genetische Beziehung, zwischen Wirbeltiernetzhaut und Ganglion opticum der Cephalopoden nicht besteht, wird diese auffallende Ähnlichkeit im Bau die Annahme einer ähnlichen Funktion sehr nahe legen.

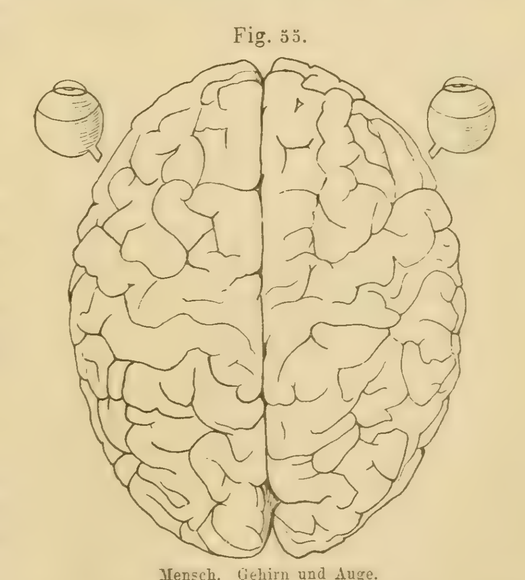
Der Gehirnteil der Wirbeltier-Retina.

§ 51. Bei den Wirbeltieren liegt durchgängig ein beträchtlicher Teil der centralen Elemente in unmittelbarer räumlicher Verbindung mit dem Sehepithel und bildet mit ihm zusammen den Gehirnteil der »Netzhaut«.

In einer vollständigen Organologie des Sehorgans müssten außer diesen retinalen Ganglienzellen und ihren Verbindungen natürlich auch die höheren Centra des optischen Sinnes im Gehirn Gegenstand der vergleichenden Darstellung sein, aber hierzu fehlt es zurzeit noch an Material.

Der Anteil des Centralnervensystems, den die Retina enthält, zeigt nur relativ wenige qualitative bauliche Unterschiede innerhalb der Wirbeltierreihe, während die weiteren centralen Verbindungen wahrscheinlich außerordentlich weitgehende Unterschiede darbieten werden.

Fig. 55.



Mensch. Gehirn und Auge.
Da die Augen von oben gesehen durch das Gehirn verdeckt sind, wurden sie seitwärts verschoben gezeichnet.

Rabl machte wohl zuerst darauf aufmerksam, dass mit einer stärkeren Entwicklung des peripheren Sehorgans auch das centrale, die Sehcentren,

rein quantitativ eine Vergrößerung erfahren dürften, und bringt die starke Entwicklung des Sehhirns bei rasch beweglichen Tieren mit diesem Postulat in Beziehung. So treffend dieser Hinweis auch ist, so ist es zurzeit mangels genügender Untersuchungen nicht möglich, diese Beziehung im einzelnen näher durchzuführen.

Die vorstehenden Figuren, die die Unterschiede zeigen, welche zwischen Augengröße und Gehirngröße bei den verschiedenen Wirbeltierklassen bestehen, geben in dieser Hinsicht kein richtiges Bild. Der Anteil, den die Summe der Sehcentren am Gesamtaufbau des Gehirns nimmt, ist bei den verschiedenen Klassen ungemein wechselnd, so dass eine Vergleichung der ganzen Gehirne mit den Sehorganen kein Bild von der wachsenden Entwicklung der Centralteile giebt. Nehmen wir die Extreme: Lophius und Homo, so ist es wohl sicher, dass die Gesamtmasse der Sehcentren beim Menschen im Vergleich zur Augengröße voluminöser ist, als beim Sehteufel, aber sicher nicht in dem Maße, wie es bei Vergleichung der Augengrößen mit der Größe des ganzen Gehirns scheint.

Die generelle Gestaltung der Netzhaut.

§ 52. Von funktionellem Standpunkte aus muss man an der Retina zwei ganz verschiedenartige Teile unterscheiden: das Sinnesepithel und den Gehirnteil der Netzhaut.

Nur mit dem zweiten Teil haben wir es hier zu thun, aber die nahe anatomische Zusammengehörigkeit beider zwingt zu einem orientierenden Überblick über die Gesamtgestaltung der Netzhaut, über den Anteil, den die einzelnen Schichten am Aufbau der Retina nehmen.

Wenn wir zunächst die Gesamtdicke der Netzhaut mit der Größe der Augen vergleichen, denen sie angehört, so ergiebt sich, dass die kleinen, ja die rudimentären Augen die relativ dicksten Netzhäute haben. Das Verhältnis der Netzhautdicke zur Länge der Augenachse beträgt z. B. bei

Typhlops vermicularis .	1 : 5,4	= 0,44	mm Achsenlänge.
Tropidonotus spec. . .	1 : 19,2	= 2,2	» »
Rana esculenta . . .	1 : 22,3	= 6,0	» »
Chamaeleo spec. . .	1 : 37,0	= 8,0	» »
Cypselus apus . . .	1 : 44	= 8,5	» »
Acanthias spec. . . .	1 : 78	= 17,5	» »
Homo	1 : 98	= 24,0	» »
Macrorhinus leoninus .	1 : 193	= 55,0	» »

Funktionell ist diese Art der Vergleichung der relativen Werte von gar keiner Bedeutung, es kommt hier vielmehr alles auf die absoluten Dimensionen der Netzhäute an. Da zeigt sich denn, dass bei gewaltigen Unter-

schieden in der Augengröße die Dicke der Netzhäute ganz dieselbe sein kann. Die Unterschiede, die überhaupt vorkommen, sind nicht sehr groß, sie schwanken etwa um das Fünffache im äußersten Falle. Bei Augen von so verschiedener Größe, wie die von Frosch, Chamäleon, Dornhai, Mensch und Elefantenrobbe sind, betragen die Unterschiede der Netzhautdicke kaum ein Viertel des Wertes, die Achsenlängen schwanken ca. 40 mal stärker.

Die folgende Tabelle giebt zunächst die Dicke der ganzen Retina und in der zweiten Kolumne die Dicke des centralen Anteils der Netzhaut. Bei den meisten Augen ist die Grenze beider Teile ja ohne weiteres in die äußere plexiforme Schicht zu verlegen, denn hier enden die Sinneszellen. Wie im vorigen Kapitel festgestellt wurde, giebt es aber eine Reihe von Tieren, bei denen schon innerhalb der Schicht der äußeren Körnerzellen Elemente vorkommen, die nicht zum Sinnesepithel gehören. Um auch bei ihnen einen Wert zu bekommen, der als Maß für die Entwicklung des centralen Anteils gelten kann, wurde festgestellt, um das Wievielfache die Zahl der äußeren Körnerzellen jene der Endelemente übertrifft, und nur der entsprechende Bruchteil der Schichtdicke wurde zum Sinnesepithel gerechnet.

	Dicke der Retina in μ	Dicke des centralen Teils der Retina in μ	Dicke des Sinnesepithels der Retina in μ
Typhlops vermicularis	82	50	32
Lepidosternum spec.	100	74	26
Tropidonotus spec.	133	—	—
Petromyzon planeri	152	107	45
Columba livia	175	115	60
Cypselus apus	192	100	92
Phocaena communis	200	166	34
Testudo geometrica	215	159	56
Chamaeleo spec.	216	89	27
Platydactylus spec.	217	118	99
Cottus gobio	240	126	114
Homo	244	126	118
Rana esculenta	252	161	91
Acanthias spec.	257	189	68
Perca fluviatilis	267	133	134
Macrorhinus leoninus	280	202	78
Acerina vulgaris	330	136	194
Phoca vitulina	340	252	88
Balaenoptera physalus	340	268	72
Hyperoodon rostratus	340	280	60
Serranus cabrilla	400	246	154
Maena vulgaris	400	206	194
Delphinapterus	410	345	65
Phoca barbata	434	350	84
Odobaenus rosmarus	434	324	110

Wenn also z. B. bei Macrorhinus die Gesamtdicke der Retina 280 μ beträgt und davon 120 μ auf äußere Körnerschicht + Granulosa externa entfallen, während die Zahl der Stäbchen nur $^1/_{15}$ von jener der äußeren Körnerzellen ist, so wird als Sinnesepithel gerechnet: Schicht der Endelemente 70 μ und $120 \cdot {}^1/_{15} = 8\ \mu$ für die Unterbringung der entsprechenden Zellkörper und Endverzweigungen, so dass als centraler Teil der Retina 202 μ übrig bleiben.

Viel ist aus dieser Zusammenstellung nicht zu entnehmen, doch zeigt sie immerhin schon, dass die Unterschiede in der Dicke der centralen Teile der Retina größer sind als jene der ganzen Netzhäute. Während die Werte für die ersteren nur um das 5,3fache schwanken, beträgt die Variationsbreite für letztere das 7fache, es sind also die Unterschiede, die es in der Verarbeitung der Erregungszustände des Sinnesepithels giebt, größer als jene, die sich auf die quantitative Entwicklung der Endelemente selbst beziehen.

Durch alle derartigen groben Vergleiche kann man aber zu keinem Verständnis der funktionellen Gestaltung der Netzhaut gelangen.

Die Verknüpfung der Netzhautelemente.

§ 53. Einen Einblick in die Verknüpfungen der Netzhautelemente haben erst die Bilder gegeben, die mit der Versilberungs- und der Methylenblaumethode erhalten wurden, und nach den Ergebnissen, die auf diesem Wege gewonnen sind, können wir zwei Grundtypen der Leitung unterscheiden, die offenbar funktionell von durchgreifender Bedeutung sind:

1. Querleitungen und
2. Horizontalleitungen.

Anatomisch betrachtet ist der Bau der Wirbeltiernetzhaut ganz außerordentlich einförmig. Man darf getrost behaupten, dass bei allen Vertebraten dieselben Elemente die Netzhaut zusammensetzen, Unterschiede bestehen dagegen in weitem Umfange in bezug auf die Zahl der einzelnen Elemente und ihre Verbindungen.

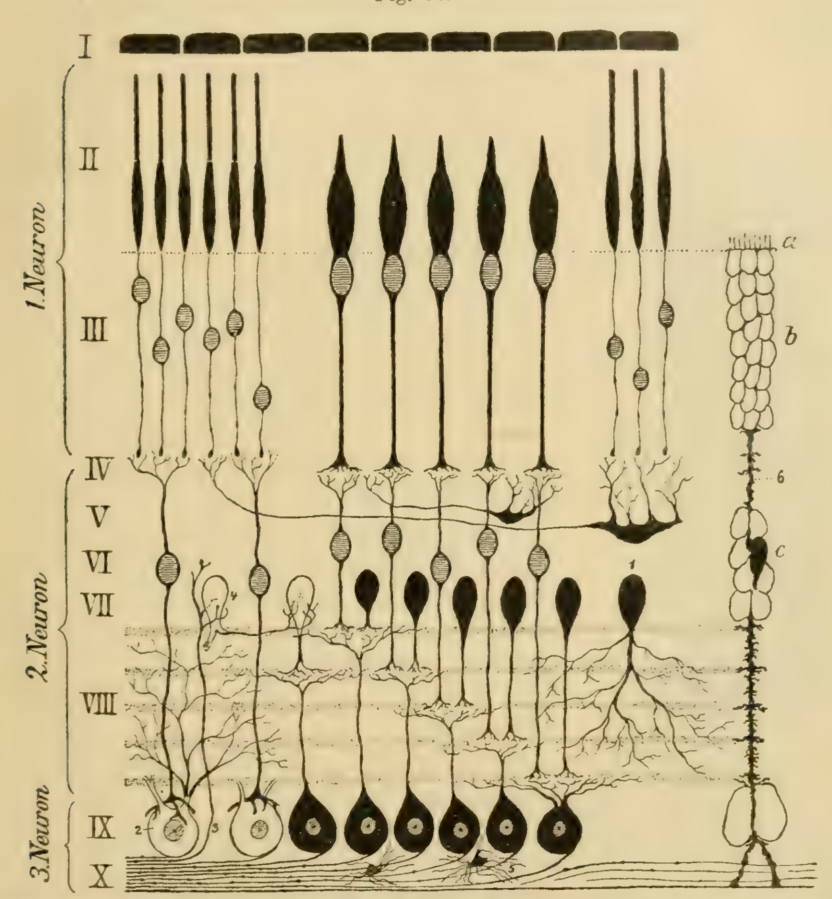
Von organologischem Standpunkte aus haben daher die histologischen Unterschiede der einzelnen Klassen ein durchaus untergeordnetes Interesse, und es sollen hier nur die vorkommenden Zelltypen erwähnt werden, auf deren Zahl und Art der Verbindung wir von funktionellem Standpunkte aus den größten Wert legen müssen.

Bekannt sind als Elemente der inneren Körnerschicht:

1. Die horizontalen Zellen, die die äußeren Schichten der inneren Körnerschicht bilden. Bei Säugetieren nur bei elektiver Färbung von den Bipolaren zu unterscheiden und in zwei Schichten angeordnet, stellen sie

bei Fischen eine, als gesonderte Schicht imponierende zwei- bis dreifache Lage großer Zellen dar, die schon bei gewöhnlicher Färbung auffallen, und vielfach unter besonderen Namen (tangentiale Fulcrumzellen u. s. w.) beschrieben worden sind (s. Fig. 57 *e*).

Fig. 56.



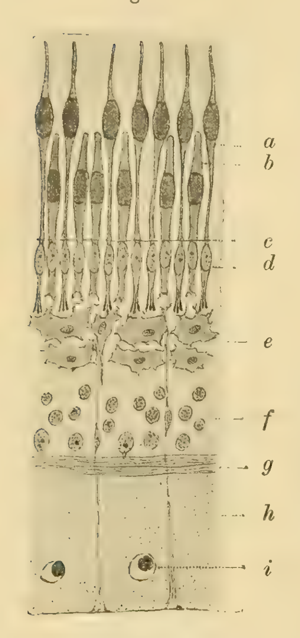
Schema des Baues der menschlichen Retina. Darstellung nach dem GOLGI'schen Verfahren. Nach GREEFF. I Pigmentepithelschicht; II und III Sehepithel; II Stäbchen und Zapfenschicht; III Körner der Sehzellen; IV äußere plexiforme Schicht; V Schicht der horizontalen Zellen; VI Schicht der bipolaren Zellen; VII Schicht der Amakrinen; VIII innere plexiforme Schicht; IX Ganglienzellenschicht; X Nervenfaserschicht. — 1. diffuse Amakrinezellen; 2. diffuse Ganglienzellen; 3. centrifugale Nervenfasern; 4. Associations-Amakrinen; 5. Neurogliazellen; 6. MÜLLER'sche Radiärfasern. — *a* Faserkorb; *b* seitliche Buchten; *c* Kern.

2. Die Bipolaren: Sie stellen die Verbindung des Sinnesepithels mit den Ganglienzellen des Ganglion nervi optici dar und werden in ihrer Gesamtheit auch als Ganglion retinae bezeichnet. Die Möglichkeit der histologischen Unterscheidung von Bipolaren, die zu den »Stäbchen« gehen, von

solchen, die mit »Zapfen« in Verbindung treten, ist vergleichend von großem Interesse, doch fehlen noch genügende Daten, um dies Merkmal allgemeiner auszunutzen.

3. Die Amakrinen gehören zu den wesentlich horizontal verzweigten Zellen. Ein Teil stellt, früher als Spongioblasten bezeichnet, die innerste Schicht der inneren Körner dar, während eine weitere Anzahl als diffuse Amakrinen und Associationsamakrinen bezeichnet wird und vielfach Verbindungen in der inneren plexiformen Schicht eingeht.

Fig. 57.



Retina von Petromyzon Planeri. Nach Greeff.

a und *b* Sehelemente; *c* Membrana limitans externa; *d* äußere Körner; *e* Horizontalzellen; *f* innere Körner; *g* Nervenfaserschicht; *h* innere plexiforme Schicht; *i* Ganglienzellenschicht.

In der Schicht des Ganglion nervi optici liegen vorwiegend Ganglienzellen, die Opticusfasern entsenden, doch kommen daneben versprengte Amakrinen vor.

Beim Menschen sind wir gewohnt, die Gesamtheit der horizontalen und queren nervösen Verbindungen des Sinnesepithels erst nach innen von der äußeren plexiformen Schicht anzutreffen. Das ist eine Vorstellung, an der wir bei vergleichenden Untersuchungen nicht festhalten dürfen.

Wie oben gezeigt wurde, liegen bei einer Anzahl Wirbeltiere in der äußeren Körnerschicht viel mehr Zellkerne, als der Zahl der Endelemente entspricht. Es beginnt hier offenbar die centrale Verarbeitung der Lichtreize schon innerhalb des Gebildes, das wir nach äußerlichen Merkmalen die äußere Körnerschicht nennen.

Über die Natur dieser »überzähligen Zellen« lässt sich eine Vorstellung gewinnen, wenn man eine Erfahrung hinzuzieht, die über das Vorkommen von Zellen vorliegt, welche dem Bezirk der äußeren Körnerschicht angehören und doch keine Sinneszellen sind. Sie finden sich in den verschiedensten Klassen der Wirbeltiere in rudimentären Augen.

So besteht bei Proteus anguineus die äußere Körnerschicht aus zwei ganz verschiedenartigen Elementen, die in zwei Schichten geordnet sind. In der ersten (skleralen) Schicht liegen die Körper der Sehzellen, die die kurzen, plumpen Endelemente über die Limitans externa hervorstrecken. Bei der wenig dichten Lage der Endelemente reicht die eine Schicht vollkommen zur Aufnahme der Sehzellenkörper aus. Die zweite (vitrale) Schicht wird von rundlichen Zellen mit großen Kernen gebildet, die anscheinend je mit einer Sehzelle in protoplasmatischer Verbindung

per continuitatem stehen. KOHL bezeichnet sie als »Zwischenganglienzellen«. Die Zahl der äußeren Körnerzellen ist hier also doppelt so groß wie die der Endelemente. Ganz dieselbe Einrichtung findet sich bei Siphonops annulata, und unter den Reptilien bietet Typhlops vermicularis ein Beispiel genau gleichen Verhaltens.

Noch auffallender ist die Zusammensetzung der äußeren Körnerschicht von Talpa europaea. Die Sehzellen sind nicht sehr zahlreich, und ihre Körper finden in zwei Schichten, deren Zellen ziemlich weit voneinander liegen, reichlich Platz. Sie sind nun durch plasmatische Verbindungen mit Zellen verknüpft, die etwa in der Mitte der äußeren Körnerschicht liegen und die KOHL als »eingeschobene Ganglienzellen« bezeichnet. Diese Zellen ihrerseits stehen zu mehreren in Verbindung mit sogenannten »Zwischenganglienzellen«, wie sie schon bei Proteus u. s. w. beschrieben wurden. Die beiden Arten der Sehelemente, Zapfen und Stäbchen, sind in ihrer Ableitung scharf getrennt, indem zu einer »eingeschobenen« und einer »Zwischenganglienzelle« immer nur entweder »Stäbchen« oder »Zapfen« abgeleitet werden.

Wir haben also bei rudimentären Augen, bei den Augen der Wassersäugetiere und endlich — vielleicht als Vertreter einer größeren Gruppe — bei Tiger und Fischotter und einigen Beuteltieren mehr Zellen in der äußeren Körnerschicht, als den Sehelementen entspricht.

Nur bei den rudimentären Augen sind wir über die Art der Verknüpfung der »überzähligen« Zellen mit den Sehzellen unterrichtet, und es ist nicht ohne weiteres sicher, dass auch in den beiden anderen Fällen diese Zellen dieselbe Bedeutung haben. Immerhin hat die Annahme eine gewisse Wahrscheinlichkeit, doch reicht sie allein nicht aus, wie unten gezeigt werden wird.

Mag die Bedeutung dieser überzähligen Zellen sein, welche sie wolle, jedenfalls lehrt ihr Vorkommen, dass die grob sichtbaren Teile der Netzhaut: äußere Körnerschicht, innere Körnerschicht u. s. w., bei verschiedenen Tieren nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden dürfen, da sie nicht stets aus den sprechenden Elementen zusammengesetzt sind.

Funktionell sind offenbar Querleitungen und Horizontalleitungen durchaus voneinander verschieden, und wir müssen versuchen, aus ihrer verschiedenen Entwicklung Schlüsse auf die Leistungen eines Sehorgans zu ziehen.

Die Querleitungen.

§ 54. Relativ am einfachsten liegen die Verhältnisse für die Querleitungen. Wir haben hier offenbar einen günstigsten Fall für die Erreichung einer möglichst hohen Leistung der Retina. Wenn eine einzelne Sinneszelle durch eine Bipolare mit einer Ganglienzelle des Ganglion nervi

optici in Verbindung gesetzt wird, so besteht die am vollständigsten isolierte Leitung, die wir überhaupt haben können: die Zahl der »Innervationsbezirke« der Netzhaut ist ebenso groß wie die der Endelemente. Das ist ein Zustand, der wohl nur in der Area centralis des Menschen, der Affen (?) und der Vögel realisiert ist. In zwei Richtungen kann sich der Zustand der Querleitungen einer Retina von diesem Grenzfall entfernen. Es können in erster Linie anstatt eines Neuron (der Bipolaren) mehrere Neurone zwischen Sehepithel und Ganglion nervi optici eingeschoben werden, und zweitens können mehrere Endelemente mit den Bipolaren, mehrere Bipolaren mit einer Ganglienzelle in Verbindung treten, so dass der Innervationsbezirk sehr viel größer wird als die Fläche, die ein Sehelement bedeckt.

Was die erste Möglichkeit, die Einschaltung mehrerer Neurone, zu bedeuten hat, ist völlig unklar. Wie schon erwähnt, kommt dieser Zustand in rudimentären Augen vor, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass er sich auch bei anderen, nämlich für Sehen bei schwacher Beleuchtung eingerichteten Augen (Wassersäugetiere, Tiger) findet.

Biologisch liegt danach die Vermutung nahe, dass eine derartige Einrichtung der Anpassung an das Sehen bei schwacher Beleuchtung aufzufassen ist, doch lässt sich physiologisch zurzeit nicht übersehen, in welcher Weise eine solche Einrichtung wirken könnte.

Klarer liegen die Dinge für den zweiten Fall, für die Vereinigung mehrerer Sehelemente durch eine Bipolare, mehrere Bipolaren auf eine Ganglienzelle.

Unter sonst gleichen Bedingungen ist die Sehschärfe eines Auges um so größer, je kleiner die Innervationsbezirke seiner Retina sind. Wir müssen in bezug auf die Sehschärfe zwei verschiedene Dinge auseinanderhalten: das Distinktionsvermögen und die Fähigkeit des Bewegungssehens im Sinne AUBERT's.

Wie FRANZ (207) betont, kann man das Distinktionsvermögen, d. h. die Fähigkeit, mehrere getrennte Punkte getrennt zu sehen, proportional $\frac{1}{\varrho^2}$ setzen, wenn ϱ den Radius des Innervationskreises bezeichnet, während $\frac{1}{\varrho}$ ein Maß für die Bewegungsempfindung bezeichnet. »Denn das Distinktionsvermögen wächst mit der Verkleinerung des Innervationsbezirks, die Bewegungsempfindung aber mit der Zahl der in einer Richtung nebeinander liegenden Innervationsbezirke, die das sich in irgend einer Richtung bewegende Bild auf der Flächeneinheit überstreicht« (FRANZ 207, S. 761).

Bei einer Vergrößerung des Innervationskreises nimmt also die Sehschärfe ab und zwar das Distinktionsvermögen viel rascher, als die Fähigkeit, Bewegungen zu erkennen.

Es sei z. B. für einen Innervationskreis vom Radius ϱ das Distinktionsvermögen wie die Bewegungsempfindung durch 100 Einheiten gemessen, so beträgt für einen Innervationskreis von 10 ϱ das Distinktionsvermögen nur noch 1, die Bewegungsempfindung dagegen 10.

§ 55. Um die Größe der Innervationskreise festzustellen, müssen wir wissen, wieviel Ganglienzellen des Ganglion nervi optici auf 1 mm^2 Retina liegen.

Man kann den Wert an Schnitten direkt für einen bestimmten Teil der Netzhaut bestimmen, oder den Durchschnittswert der ganzen Retina dadurch finden, dass man die Fläche der ganzen Netzhaut und die Zahl der Nervenfasern im Opticus bestimmt, dann erhält man die Zahl der Nervenfasern pro 1 mm^2, einen Wert, der dasselbe bedeutet, wie die Zahl der Ganglienzellen. Sehr genau sind beide Arten der Bestimmung nicht, doch orientieren sie gut über die großen Verschiedenheiten der einzelnen Tiere.

Der reziproke Wert der Zahl, welche angiebt, wieviel Ganglienzellen auf einen mm^2 entfallen, giebt die Größe des Innervationsbezirkes. Wir nehmen zum Zweck der Vergleichung an, dass dieser Bezirk, dessen Größe in μ^2 (s. u. Tabelle) wir kennen, ein Kreis sei, und können daher seinen Radius ϱ angeben.

Den kleinsten Innervationskreis, den wir kennen, hat die menschliche Fovea centralis, er beträgt ca 20 μ^2, sein Radius also ca 2,52 μ.

Wir nehmen nun für den Menschen als Maß für die Feinheit des Distinktionsvermögens und des Bewegungssehens in diesem Bezirk die Zahl 10000 als willkürliche Einheit an und können dann berechnen, wie mit wachsendem Radius des Innervationskreises beide Fähigkeiten abnehmen.

Es ist hierbei wohl zu bemerken, dass diese Zahlen nur ein Maß für die absolute Leistung der Retina geben, dagegen kein Bild der absoluten Sehschärfe des Auges. Für die letztere kommen die absoluten Dimensionen der ganzen Bulbi in Betracht, so dass große Augen bei geringerer Leistung der Netzhaut in bezug auf die Gesamtleistung doch besser gestellt sein können, wie kleine Augen mit hoher Netzhautleistung (s. unten).

Ein Blick auf die Zahlenreihen lehrt, wie die Bedeutung des Distinktionsvermögens im Vergleich zu der Fähigkeit Bewegungen zu erkennen rasch abnimmt.

Wenn für den Finwal das Distinktionsvermögen 3850 mal schlechter ist, wie für die menschliche Fovea, und auch noch 590 mal schlechter, wie für einen mittleren Bezirk der Netzhautperipherie, so werden wir diese Fähigkeit biologisch als sehr geringwertig anschlagen dürfen, während die Fähigkeit Bewegungen zu erkennen, die mehr als 61 mal stärker entwickelt ist, als die allein in Betracht kommende angesehen werden muss.

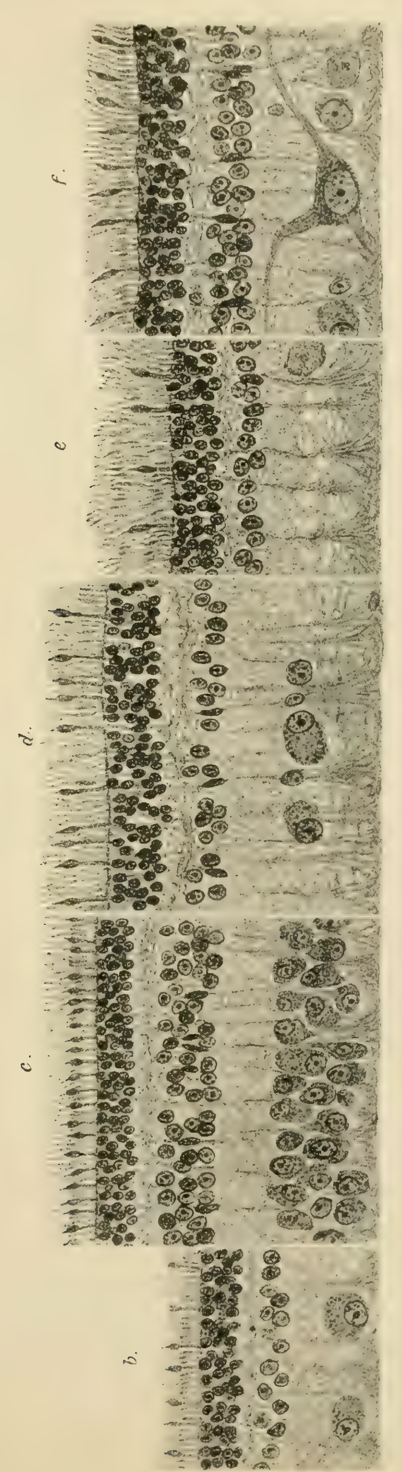
	Innervationsbezirk der Retina in μ^2	Distinktionsvermögen (proportional $\frac{1}{\varrho^2}$)	Bewegungsempfindung (proportional $\frac{1}{\varrho}$)	Verhältnis des Distinktionsvermögens zur Bewegungsempfindung
Homo area centralis . . .	20	10 000	10 000	1 : 1,00
Lacerta agilis (extrafoveal) .	47	4 370	6 520	1,50
Corvus cornix	53	3 800	6 100	1,62
Equus caballus laterale Area centralis	80	2 500	5 000	2,00
Ovis aries Area centralis . .	97	2 170	4 550	2,10
Canis familiaris extrafoveal	100	2 000	4 480	2,24
Mustelus laevis Augengrund	115	1 780	4 220	2,38
Homo extrafoveal	130	1 530	3 900	2,55
Torpedo spec. Augengrund .	200	1 000	3 160	3,16
Centrina centrina Augengrund	278	710	2 660	3,75
Ovis aries extrafoveal . . .	360	555	2 370	4,26
Acanthias acanthias Augengrund (und Raja batis) .	670	297	1 720	5,8
Equus caballus streifenförmige Area	1 040	190	1 380	7,3
Acanthias acanthias Peripherie	1 430	142	1 190	8,4
Macrorhinus leoninus . . .	10 000	20,0	450	22,5
Odobaenus rosmarus . . .	16 100	12,4	352	28,6
Phocaena und Delphinapterus	33 000	5,1	225	44,2
Balaenoptera physalus . .	77 000	2,6	160	61,5

Bei der Betrachtung der Querleitungen der Retina ist noch ein Moment in Betracht zu ziehen, über dessen Bedeutung wir zurzeit noch nichts wissen. Es ist nämlich fraglich, ob es funktionell genau dasselbe bedeutet, wenn eine Ganglienzelle mit einer größeren Anzahl Sinneszellen so verbunden ist, dass sie selbst nur mit 2 oder 3 Bipolaren, jede Bipolare aber mit vielen Sinneszellen verbunden ist, oder wenn die Ganglienzelle mit ebensovielen Bipolaren in Verbindung steht, wie Sinneszellen mit einer Bipolaren. Hier ist eine Fülle von Möglichkeiten gegeben und wahrscheinlich auch realisiert.

Bei dieser Art der Vergleichung haben wir aber einen Ansatz gemacht, der wahrscheinlich nicht richtig ist, und zu dessen kritischer Erörterung wir zunächst einen Blick auf die Ausbildung des anderen Leitungssystems der Netzhaut werfen müssen, auf die Horizontalleitungen.

Die Horizontalleitungen.

§ 56. Experimentelle Erfahrungen über die Funktion der Horizontalleitungen haben wir nicht, wir sind auf Wahrscheinlichkeitsschlüsse angewiesen.



Netzhaut des Pferdes. Vergr. 260fach nach Zürn.

b Stück zwischen Ora terminalis und lateraler Area centralis. *c* Laterale Area centralis. *d* Zwischen Area centralis und Papilla nervi optici. *e* Aus dem Centrum des Augenhintergrundes. *f* Gebiet der streifenförmigen Area centralis, 3 bis 3,5 cm medial von der Papilla nervi optici.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Lag bei den Querleitungen deutlich zu Tage, dass sie die Verbindung der erregten Sehelemente mit dem Centralnervensystem zu besorgen haben, so weisen die Horizontalleitungen darauf hin, dass sie das Substrat für jene Prozesse abgeben, durch die die einzelnen Sehelemente sich gegenseitig beeinflussen, ihren Erregungszustand verändern.

Erschien die Sehschärfe als eine Funktion der Querleitungen, so haben wir eine Reihe von physiologischen Erscheinungen, die wir auf die Anwesenheit der Horizontalverbindungen beziehen können, vor allem die gesamten Phänomene der Kontrastwirkungen.

Bevor wir aber diese Interpretation näher erörtern, müssen wir uns über die Entwicklung der Horizontalleitungen in den verschiedenen Netzhäuten klar werden, da die anatomischen Daten ein Führer für die physiologische Auslegung sein werden.

Es sind zwei Systeme von horizontal leitenden Zellen vorhanden. Das erste System liegt distal von den Bipolaren der inneren Körnerschicht, das zweite proximal von ihnen.

Wir beginnen mit der Betrachtung des letzteren, dem System der Amakrinen. Amakrinen fehlen in keiner Netzhaut, die bisher untersucht wurde, und fehlen weder in der Peripherie noch in der Area centralis.

Während sie bei den Säugetieren meist relativ gering entwickelt sind und nur als eine Zelllage (die früheren »Spongioblasten«) erscheinen, bilden sie bei Fischen, wo sie stark entwickelt sind, mehrere Schichten. Bedeutungsvoll für die Auffassung der Funktion der Amakrinen ist die Thatsache, dass sie in der Umgebung der menschlichen Fovea stark an Zahl zunehmen, und hier nicht eine einfache Schicht bilden, sondern zwei bis drei, wie sie bei Fischen zu beobachten sind.

Bei den Sauropsiden erreicht die Zahl der Amakrinen ihr Maximum, die gewaltig dicke innere Körnerschicht (Lacerta 9 Schichten, Krähe 8) besteht zum größten Teil aus diesen Zellen.

Das andere System sind die Horizontalzellen, die distal von den Bipolaren liegen. Über ihre Verbreitung im Tierreich ist viel weniger leicht etwas zu sagen.

Bei den Fischen treten sie als sehr deutlich getrennte Schichten (meist 2) großer platter Zellen hervor, die schon ohne die modernen Färbemethoden erkannt, und früher wohl als »tangentiale Fulcrumzellen« bezeichnet wurden.

Um ein Bild von ihrer Verbreitung zu erhalten muss man zur Rechnung seine Zuflucht nehmen, die überhaupt über die quantitative Entfaltung der Horizontalleitungen eine Orientierung ermöglicht.

Wenn wir zunächst ganz von der Schichteneinteilung der Retina absehen, und nur berechnen, wieviel Zellen (mit Ausschluss der Stützzellen) auf der Flächeneinheit der Retina liegen, so haben wir die Menge der Quer- und Horizontalleitungen zusammen.

Um hiervon die Querleitung zu subtrahieren, stehen folgende Daten zur Verfügung:

1. Die Zahl der Endelemente auf die Flächeneinheit, und
2. Die Zahl der Ganglienzellen auf die Flächeneinheit.

In den meisten Fällen schiebt sich, wie wir sicher wissen, nur ein Neuron zwischen Sinnesepithel und Ganglion nervi optici, und die Gesamtzahl der Zellen dieses Neurons kann nur zwischen der Zahl der Sinneszellen und der Zahl der Ganglienzellen liegen.

Wenn wir voraussetzen, dass eine Ganglienzelle des Ganglion nervi optici mit halb so vielen Bipolaren in leitender Querverbindung steht, wie die Bipolare Sinneszellen zusammenfasst, so lässt sich die Zahl der Bipolaren berechnen.

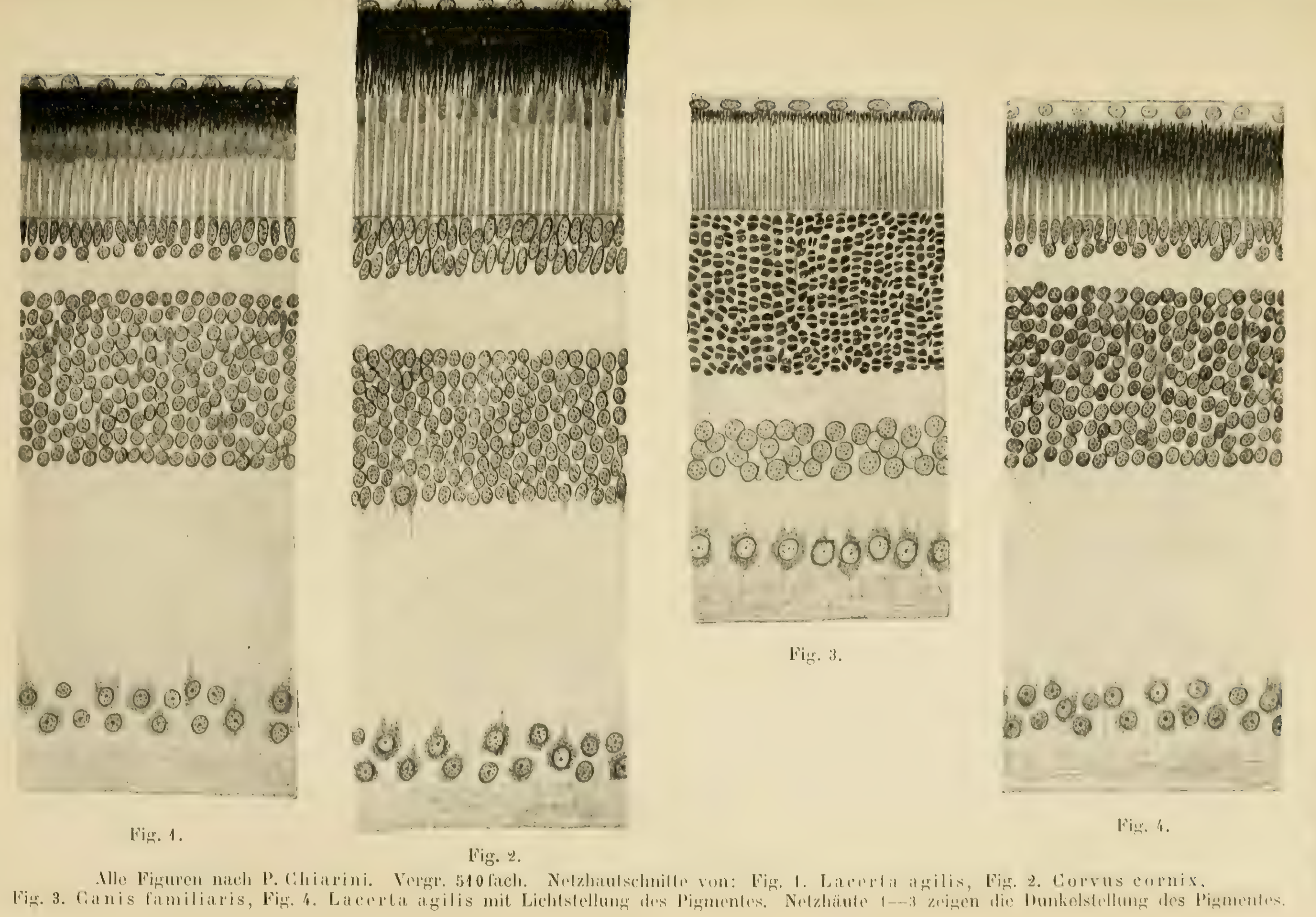
Nennen wir die Zahl der Sinneszellen S, die der Zellen des Ganglion nervi optici G, so ist die Zahl der Bipolaren B:

$$B = \sqrt{\frac{S}{2\,G}}\,.$$

	S Zahl der Endelemente auf 1 mm²	G Zahl der Ganglienzellen auf 1 mm²	B $\sqrt{\frac{2\,G}{S}}$ pro 1 mm²	Zahl der inneren Körnerzellen pro 1 mm²	Zahl der Zellen für Horizontalleitungen pro 1 mm²
Homo (Peripherie) . . .	90	2,8	11,2	19	7,8
Ovis (Area)	150	10	27,4	62	34,6
Ovis (Peripherie) . . .	122	2,8	13,0	32	19,0
Equus (Peripherie zwischen Ora und lateraler Area)	150	0,3	4,75	11	6,25
Equus (laterale Area)	179	12,6	33,5	30	—3,5
Corvus cornix	77	9,9	19,6	310	290
Lacerta agilis	48	11	16,2	250	234

In den Fällen, die in der Tabelle angeführt sind, ersieht man sofort die außerordentliche Entwicklung des Systems der Horizontalleitungen bei den Sauropsiden, bei denen die Zahl dieser Elemente die Summe aller Querleitungselemente (Sinneszellen, Bipolaren und Ganglienzellen) um das mehrfache an Zahl übertrifft. Für diese Fälle ist es ganz gleichgültig, wie hoch man die Zahl der Bipolaren ansetzt, denn selbst wenn man sie als gleich zahlreich mit den Sinneszellen ansetzen würde, also den oberen, nicht erreichbaren Grenzwert wählen, bliebe doch die überwiegende Masse der Zellen für die Horizontalleitungen übrig.

Einen zweiten lehrreichen Fall zeigen die Zahlen für die laterale Area (Bezirk des binokularen Sehens) beim Pferd. Hier ergiebt die Rechnung



Alle Figuren nach P. Chiarini. Vergr. 540fach. Netzhautschnitte von: Fig. 1. Lacerta agilis, Fig. 2. Corvus cornix. Fig. 3. Canis familiaris, Fig. 4. Lacerta agilis mit Lichtstellung des Pigmentes. Netzhäute 1—3 zeigen die Dunkelstellung des Pigmentes.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



auf 10 % genau die Zahl der wirklich vorhandenen inneren Körnerzellen, so dass hier überhaupt Horizontalverbindungen zu fehlen scheinen. Aber dieser Schluss wäre voreilig, denn wenn wir in diesem Falle den Ansatz machen, dass jede Zelle des Ganglion nervi optici mit 2 Bipolaren, jede Bipolare mit 7 Sinneszellen in Verbindung stände, so hätten wir nur 25,2 Tausend Bipolaren nötig und der Rest bliebe für die Horizontalzellen. Jedenfalls lassen diese Daten erkennen, dass man schon rein rechnerisch eine grobe Orientierung über die Entwicklung der Horizontalleitungen erhalten kann.

Diese Methode erweist sich auch geeignet, um die Frage nach der Natur der überzähligen Zellen, die in der äußeren Körnerschicht der Wassersäugetiere und einiger anderer Formen (s. o.) vorkommen, um einen weiteren Schritt vorwärts zu bringen.

Es wurde gezeigt, dass diese Zellen mit Wahrscheinlichkeit zum Teil dem Querleitungssystem angehören, in dem — wie bei den rudimentären Augen — mehrere Stationen von Ganglienzellen zwischen Sinnesepithel und Ganglion nervi optici eingeschaltet werden.

Die Rechnung zeigt aber, dass diese Art der Verwendung allein nicht zur Erklärung der massenhaften Zellen hinreicht. Als Beispiel sei Macrorhinus leoninus, die Elefantenrobbe, angeführt.

Die Zahl der Endelemente beträgt hier 80000, die der Ganglienzellen 100 auf 1 qmm. Würde durch eine einzige Zwischenstation von Bipolaren die Verbindung hergestellt, so müssten ihrer nach dem obigen Ansatz 2000 vorhanden sein, indem jede Sinneszelle mit 40 Bipolaren, jede Bipolare mit 20 Ganglienzellen in Verbindung treten würde. Wenn aber auch die Zahl der Zwischenstationen sehr viel größer wäre, z. B. vier, indem je 4 Zellen der distalen Stationen mit einer der folgenden proximalen in Verbindung treten, so würde das nur eine Erhöhung der Zahl der Querleitungszellen auf 26- bis 27000 zur Folge haben.

Nun beträgt aber die Zahl der »äußeren Körner« auf 1 qmm 1250000, d. h. die Zahl der überzähligen Zellen ca. 1170000 und außerdem die Zahl der inneren Körner etwa 110000, so dass selbst bei einer sehr großen Zahl von Zwischenstationen zwischen Sinnesepithel und Ganglion nervi optici, doch noch etwa 1,2 Millionen Zellen übrig bleiben würden, die auch nicht auf Querleitungen zu rechnen wären.

Wenn also nicht in den Netzhäuten dieser Tiere Leitungsverhältnisse vorkommen, die jedes Analogon mit bekannten Fällen entbehren, müssen wir auf eine enorme Ausgestaltung der Horizontalverbindungen schließen.

Das Bild von den Reizleitungs-Einrichtungen der Netzhaut wäre unvollständig, wenn wir nicht die Existenz centrifugaler Fasern im Auge behielten, die in Verbindungen mit den Amakrinen treten, also mit Zellen des Systems der Horizontalleitungen. Welche Bedeutung diese Bahnen

haben, die augenscheinlich Impulse der höheren Centren zu den Neuronen der Retina leiten müssen, ist zurzeit völlig unklar, und über die Entwicklung dieses Systems bei verschiedenen Tieren ist kaum etwas bekannt.

So bleibt uns hier das unsichere Gefühl nicht erspart, dass wir ein ganzes System von Leitungsbahnen nicht bei der Bildung unserer Anschauungen über die Funktion der Netzhautelemente berücksichtigt haben, wodurch diese leicht fehlerhaft werden können.

Die Area centralis retinae.

Die besondere Ausgestaltung, die das Sinnesepithel in dem Bezirk des schärfsten Sehens, der Area centralis retina, gewinnt, wurde bereits oben, bei Beschreibung des Sehepithels erwähnt, hier müssen die Veränderungen betrachtet werden, die der Gehirnteil der Retina im Bereich der Area erfährt.

Von geringer Bedeutung ist es, ob auf der Area centralis eine Fovea sitzt, oder nicht. Es giebt viele Areae ohne Fovea, bei denen dementsprechend die Veränderungen in der Anordnung der Netzhautelemente fortfallen, die wir bei der menschlichen Fovea gewöhnt sind, wo eine große Anzahl Zellen, die aus dem Bereich der Fovea seitlich herausgerückt ist, in ihrem Umkreis Platz finden muss. Es entstehen derart um die Fovea Verdickungen der Schichten, andererseits können die seitswärts verlagerten Elemente nur durch schräg verlaufende Verbindungsfäden (Henle'sche Fasern u. s. w.) mit den Sinneselementen in Konnex bleiben, die das Bild des Baues dieser Netzhautpartie äußerlich am auffälligsten machen.

Sehen wir von diesen Punkten ab, so zeigt der Gehirnteil der Netzhaut auch da typische Bauunterschiede zwischen Centrum und Peripherie, wo keine Fovea äußerlich das Centrum erkennen lässt.

Auf Grund der vorstehenden Ausführungen über die Leitungen in der Retina können wir diese Veränderungen in großen Zügen funktionell verstehen.

In jeder Area nimmt die Zahl der Zellen des Ganglion nervi optici auf die Flächeneinheit zu, d. h. es entfällt in diesen Bezirken eine geringere Anzahl von Endelementen auf eine Ganglienzelle, und da außerdem (s. o.) die Endelemente in der Area stets dünner werden und dichter stehen, müssen die Innervationsbezirke ganz bedeutend kleiner, das Distinktionsvermögen dementsprechend sehr viel besser sein, als im peripheren Teil. Beim Menschen entfällt in der Area centralis auf je ein Endelement eine Zelle des Ganglion optici, in der übrigen Retina im Mittel erst auf 130 Sinneselemente eine Ganglienzelle.

Ähnliche Unterschiede zeigen andere Tiere. Wenn man aus Zürn's (186) Abbildungen die Proportion zwischen Ganglienzellen und Endelementen berechnet, so betragen sie:

beim Pferd

im Bereich zwischen Ora serrata und lateraler Area centralis	1 : 500
zwischen lateraler Area und Papilla nervi optici	1 : 240
in der streifenförmigen Area centralis	1 : 137
in der lateralen Area	1 : 14
beim Schaf	
in der Area centralis	1 : 14
zwischen Area und Papilla nervi optici	1 : 44.

Diese Veränderung der Querleitungen ist ohne weiteres verständlich als ein Mittel zur Erreichung eines höheren Distinktionsvermögens. Es gehen aber auch Veränderungen an den Horizontalleitungen vor sich.

Chievitz fand, dass sich die innere Körnerschicht, die ja außer den Bipolaren die Systeme der Horizontalverbindungen enthält, in der Area centralis gleichfalls stets verdickt. Auf die geringe Vermehrung der Bipolaren ist diese Verdickung nicht zu schieben, sie betrifft vielmehr vorwiegend die Amakrinen, deren bedeutende Zunahme an Zahl für die menschliche Area ja bekannt ist.

Besonderes Interesse beansprucht das System der Horizontalzellen, d. h. also das äußere System der Horizontalverbindungen, denn von ihm wissen wir, dass es beim Menschen in der Area vollständig fehlt, nur der Peripherie zukommt.

Die Untersuchungen von Chievitz legen die Vermutung sehr nahe, dass wir hierin ein generelles Verhalten des äußeren Horizontalsystems zu sehen haben, wenn auch der Beweis nicht schlagend ist, da Chievitz die Verbindungen der Elemente nicht (durch Golgifärbung oder Methylenblau) dargestellt hat.

Chievitz unterscheidet zwei Typen von äußeren Körnerschichten, dicke und dünne. Bei den letzteren liegen nur die Körper der Sehzellen in der Körnerschicht, für die dicken äußeren Körnerschichten wurde im vorstehenden der Nachweis erbracht, dass es sich hier um Zellen des äußeren Horizontalsystems handelt, die im Bereich der Körnerschicht gelegen sind.

Während nun die Retinae mit dünner äußerer Körnerschicht in der Area eine Zunahme der Schichtendicke zeigen, entsprechend der Zunahme der Endelemente auf die Flächeneinheit, nimmt bei den dicken äußeren Körnerschichten die Dimension ab, obgleich ja auch hier durch Zunahme der Sinneselemente eine Verdickung zu erwarten wäre. Es schwinden offenbar Elemente, die nicht zum System der Querleitung gehören, und wir gehen wohl nicht fehl in der Vermutung, dass es Horizontalzellen sind, die hier verschwinden.

Wenn wir das System der Amakrinen in Verbindung mit den Erscheinungen des Kontrastes brachten, die in Area und Peripherie qualitativ

gleich, wenn auch in der Peripherie stärker sind, so liegt es nahe, das System der Horizontalzellen als das Substrat von Prozessen anzusehen, die in Beziehungen der einzelnen Sehelemente zueinander bestehen und in Area und Peripherie verschieden sind Wir würden vielleicht in dem Formen- und Bewegungssehen solche Prozesse zu erblicken haben, doch würde eine weitere Ausführung dieses Gedankens vorläufig auf zu schwachen Füßen stehen, und sei daher vermieden.

Der Nervus opticus.

§ 57. Die Verbindung von Retina und Gehirn wird durch den Nervus opticus vermittelt, der seiner Entstehung und seinem Bau nach ein Gehirnteil, eine intercentrale Bahn ist.

Für die Eigentümlichkeiten im Bau dieser Bahn können wir kaum physiologische Gesichtspunkte als maßgebend erkennen, denn es erscheint funktionell ziemlich gleichgültig, ob die Nervenfasern gekreuzt oder ungekreuzt bis zum Chiasma verlaufen, ob sie sich im Chiasma zu Blättern oder Bündeln ordnen, ob viel oder wenig Gliazellen zwischen die Nervenbündel eingelagert sind u. s. w., ja selbst die Frage der totalen oder partiellen Kreuzung im Chiasma hat physiologisch ein relativ geringes Interesse.

Wir haben hier also ein Gebiet rein deskriptiv-anatomischen Inhaltes, und für die erheblichen Mannigfaltigkeiten, die thatsächlich vorkommen, werden wir vielmehr entwicklungsphysiologische, mechanische Faktoren als wirksam ansehen müssen, wie funktionell. Das Problem der specifischen Gestaltung der Sehnerven ist wesentlich ein historisches und daher nomothetisch nicht zu lösen.

Die Nervenfasern sind bei ihrem Austritt aus den Zellen des Ganglion nervi optici marklos, und ziehen auf der vitralen Seite der Netzhaut zur Papilla nervi optici. Während bei den meisten Formen auf diesem ganzen Wege noch keine Markscheiden vorhanden sind, kommen andererseits Fälle vor, in denen einzelne Nervenfaserbündel schon weit von der Papille sich mit Markscheiden umkleiden und so als opake Schicht der klar durchsichtigen Netzhaut aufliegen. Im Augenspiegelbild ist ein derartiges Einstrahlen markhaltiger Bündel gegen die Papille sehr auffällig.

Am bekanntesten ist wohl das starke horizontale Markbündel beim Kaninchen und Hasen. Nasal wie temporal von der Papille ist in der Horizontalen je ein ziemlich breiter Streifen von Nervenfasern markhaltig.

Vielfach kommen bei Fischen in der Retina markhaltige Nervenfasern vor, ohne dass ein systematisches oder physiologisches Gruppenmerkmal daraus zu entnehmen wäre.

Der Verlauf der Nervenfasern im Opticus bietet bei einer Reihe von Formen das Bild einer Überkreuzung größerer Partien von Fasern, eines Chiasma nervi optici.

Beim Huhn überkreuzen sich die inneren Opticusfasern derart, dass die Fasern der linken Retinahälfte in der rechten Hälfte des Opticus liegen, und umgekehrt. Die äußeren Opticusfasern beteiligen sich nicht an dieser Kreuzung (Schwalbe).

In ganz ähnlicher Weise kreuzen sich die inneren Fasern bei Petromyzon planeri (Langerhans), die dorsalen Fasern treten an die ventrale Seite des Opticus, die nasalen an die temporale Seite, auch bei Myxine glutinosa, Typhlichthys subterraneus, Proteus anguineus, Typhlops vermicularis und Talpa europaea (Kohl).

In allen diesen Fällen bleiben die peripheren Faserschichten ungekreuzt. Irgend welche funktionelle Bedeutung für diese Merkwürdigkeit kann man sich kaum vorstellen, es liegt hier wohl nur der Erfolg irgend eines Entwicklungsprozesses vor, dessen mechanische Bedingungen wir nicht ermitteln können, die aber auch kaum zur Leistung des fertigen Organs in Beziehung stehen.

§ 58. Die Stelle, an der der Sehnerv die Augenhäute durchsetzt, ist funktionell dadurch wichtig, dass ihr im Gesichtsfeld der »blinde Fleck« entspricht. Meist entfernt sich dieser Punkt nicht sehr weit vom hinteren Augenpol, doch kommen Unterschiede vor, die nicht unbeträchtlich sind. Ein wirklich centraler Sehnervenaustritt ist selten (Ursus, Meles, Castor, Felis lynx, Monodon delphinapterus, Otaria Halichoerus, Manatus).

Annähernd im horizontalen Meridian, aber temporal vom hinteren Augenpol erfolgt der Austritt bei einer Reihe Species, bei denen z. B. bei Wolf und Seehund der Abstand vom Augenpol nur gering ist, bei Känguruh, Antilope, Schaf und auch beim Hecht schon bedeutender, bei Vögeln und Reptilien aber häufig sehr beträchtlich ist. Seltener liegt die Austrittsstelle nasal wie beim Menschen, so bei einigen Selachiern (Raja clavata und Squalus acanthias). Das Extrem bildet in dieser Richtung Halicore dugong, wo der Austritt ganz stark nasal erfolgt.

Auch erheblichere Abweichungen aus der Horizontalen kommen vor, wobei die Abweichung nach oben selten ist, wie sie z. B. beim Murmeltier, und bei einer Reihe Zahn- und Bartenwalen beobachtet wird (Phocaena, Hyperoodon, Balaena).

Die Durchtrittsstelle des Opticus durch die Sklera ist nur bei den Säugetieren in der typischen Weise durch Bindegewebsmaschen gegliedert, die dieser Bildung den Namen der Lamina cribrosa eingetragen hat, bei den niederen Klassen der Wirbeltiere ist das Bindegewebe an dieser Stelle nur schwach angedeutet und es tritt die Bedeutung der Gefäßverbindungen zwischen Pialscheide des Opticus und Chorioidea als gestaltendes Moment viel deutlicher in den Vordergrund (F. W. Hoffmann 58).

§ 59. Die Zahl der Nervenfasern ist ein Wert, dessen Kenntnis physiologisch von wesentlichem Interesse ist, weil man aus ihr, in Verbindung mit der Kenntnis der Flächenausdehnung der Retina, einen Schluss auf die Größe der Innervationskreise ziehen kann, der allerdings nur als Mittelwert gelten kann und besonders für eine Area centralis keine Bedeutung hat.

Genaue Zählungen erfordern eine Bestimmung der Zahl der Nervenbündel, die, von Bindegewebsscheiden umhüllt, einen sehr verschieden großen Anteil des Opticusquerschnittes ausmachen, und direkte Zählung der Fasern in den einzelnen Bündeln. Derart ist ja für den Menschen die Zahl der Fasern bestimmt. Eine ungefähre Orientierung über die Faserzahl erhält man schon, wenn man auf einem, mit dem Zeichenapparat entworfenen Bilde des Opticusquerschnittes die Fläche der Nervenbündel planimetrisch bestimmt und diesen Wert durch die Fläche des Querschnittes einer einzelnen Nervenfaser dividiert. Die Zahl giebt dann den Maximalwert der Fasern, die durch die gegebene Fläche durchtreten können.

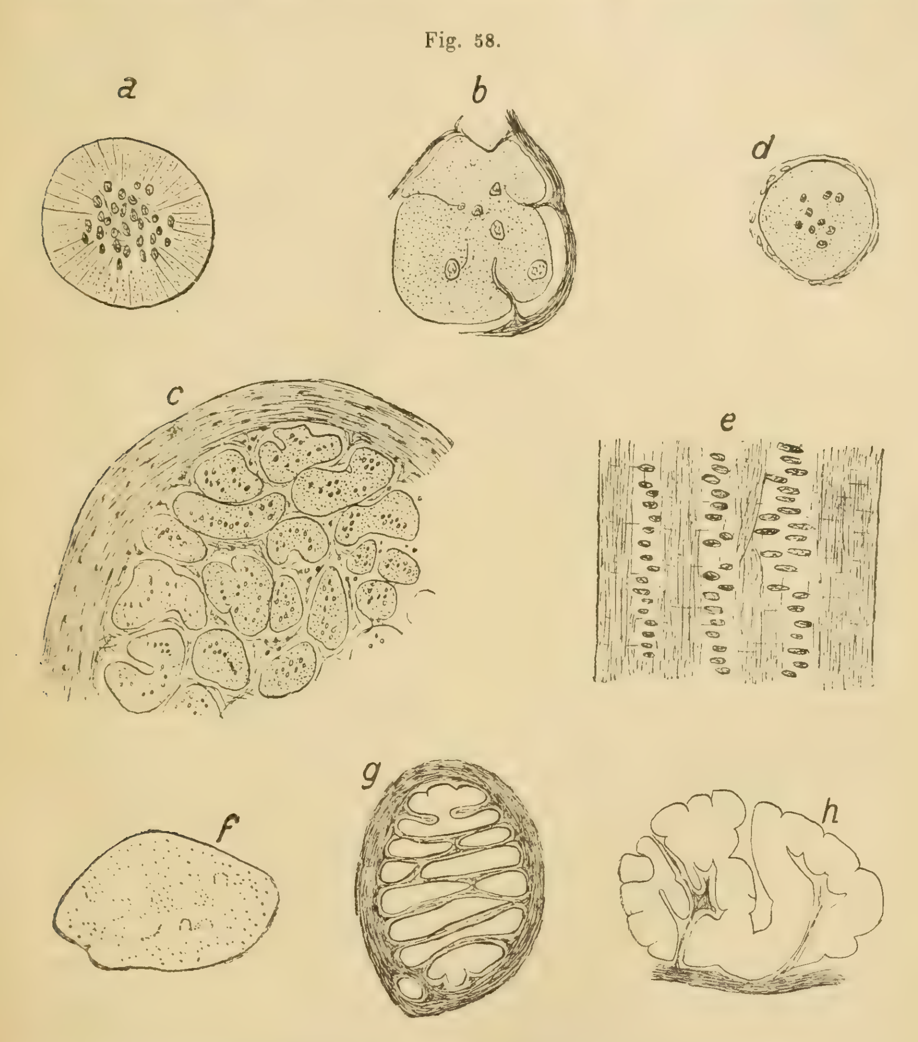
Eine einfache Vergleichung der Gesamtdicke des Opticus mit der Faserdicke gewährt nur eine sehr rohe Orientierung über die wirkliche Zahl der Fasern, ja auch die Vergleichung der Faserzahlen wird ganz schief, indem manche Formen (z. B. Chimaera) kaum Bindegewebe im Opticus aufweisen, der also wirklich aus einem gewaltigen Bündel von Nervenfasern besteht, bei anderen dagegen der Nervenstamm durch breite, grobe Bindegewebszüge zerteilt ist, die einen erheblichen Teil des ganzen Querschnittes ausmachen (z. B. Odobaenus rosmarus, das Walross).

§ 60. Die Dicke sowohl wie die charakteristische Gestaltung des Opticus wird wesentlich bestimmt durch die Anordnung des Bindegewebes, und die vergleichende Anatomie des Sehnerven ist daher vorwiegend eine solche des Bindegewebes.

Von dem Zustande des menschlichen Opticus, der in etwa 1200 Bündel geteilt ist, die durch vollständige Bindegewebsscheiden getrennt sind, haben wir alle Übergänge zu Formen, die völlig bindegewebelose Sehnerven besitzen, wie Chimaera monstrosa. Schon bei den übrigen Selachiern (Plagiostomen und Rajiden) treten stets bindegewebige Septa in den Nervenstamm ein. Bei den Teleostiern werden wieder Anordnungen gefunden, die von höchst spärlicher Entwicklung des Bindegewebes an zu hoher Kompliziertheit überleiten, doch kann man hier nicht einfach von einem durch Septen geteilten Opticus sprechen. Von alters her (Malpighi, Haller) ist der Opticus der Teleostier als bandförmig bezeichnet worden, da er sich nach Entfernung der Duralscheiden als flaches Band auseinanderfalten lässt. Selbst bei Formen, die einen gewaltig verwickelten Querschnitt aufweisen, wie etwa Serranus cabrilla, ist es möglich, alle einzelnen

Falten zu verfolgen. Hier dringt das Bindegewebe gar nicht in Form von Septen zwischen die Falten ein, ein Befund, der den Gedanken nahe legt, dass die Zerteilung des Opticus in einzelne Bündel in der Entwicklung gar

Fig. 58.



e ein Längsschnitt, alles andere Querschnitte durch Sehnerven.

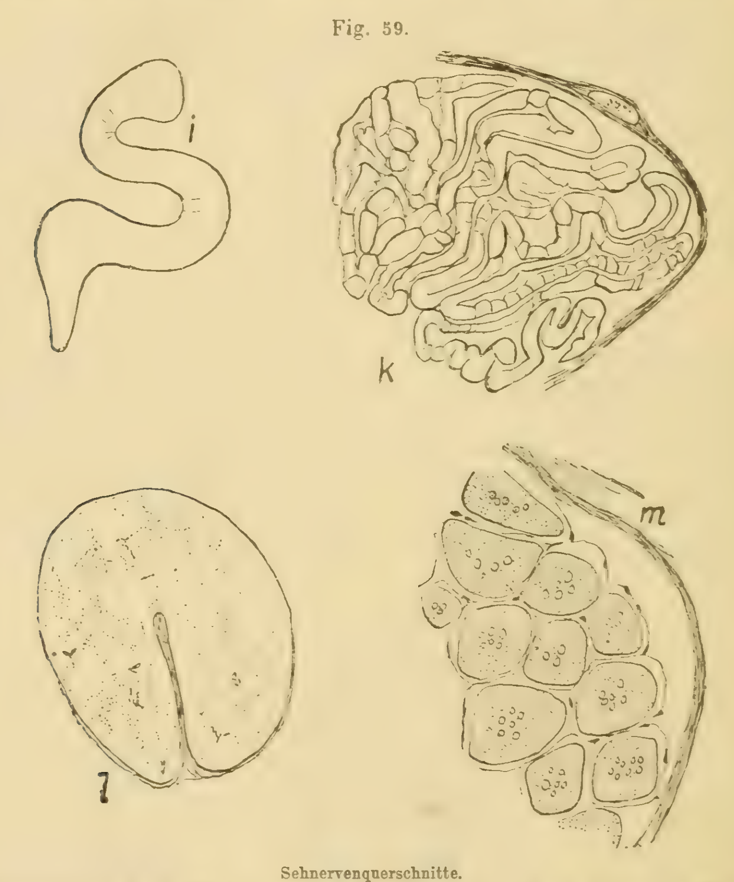
a großer Ammocoetes von Petromyzon planeri; *b* Protopterus annectens; *c* Ceratodus forsteri; *d* Larve von Pelobates fuscus während der Metamorphose; *e* Salamandra maculata; *f* Chimaera monstrosa; *g* Mustelus vulgaris; *h* Acanthias vulgaris. Alle Figuren nach Studnička aus Kallius.

nicht primär durch Einwachsen der Septen entstanden sei, sondern dass beide Prozesse voneinander relativ unabhängig erfolgen, etwa so, wie es für die Entwicklung von Extremitätenskelett und Muskulatur experimentell nachgewiesen ist.

Für die Orientierung über die Einzelheiten in der Gestaltung der Sehnerven mag auf die Arbeit von Studnička (149) verwiesen werden, sowie auf Greeff's Darstellung in diesem Handbuch. Fig. 58 und 59 geben einige charakteristische Typen von Opticusschnitten im Bilde wieder.

In der Nähe des Bulbus ist der Sehnerv häufig anders gestaltet, wie in seinem übrigen Verlauf, er zerfällt hier z. B. bei den Siluriden (Wels)

Fig. 59.



Sehnervenquerschnitte.
i Von Acipenser sturio in der Nähe des Auges; *k* Serranus cabrilla; *l* Emys europaea; *m* Tropidonotus natrix. Nach Studnička aus Kallius.

in eine Anzahl einzelner Bündel, die getrennt durch die Sklera treten und in der Retina eine Anzahl (bis zu 10) getrennte Papillae nervi optici bilden (Deyl). Außer beim Schlammbeizger (Cobitis) ist eine derartige Mehrheit der Sehnervenpapillen bei Polypterus senegalus beobachtet (Studnička).

§ 61. Die Überkreuzung der beiden Sehnerven, das Chiasma nervorum opticorum hat seit langem auf anatomischer Seite lebhaftes Interesse erregt.

Es handelt sich einerseits um den Modus der Überkreuzung (blätter- oder bündelartig) und andererseits um die Frage der totalen oder partiellen Faserkreuzung.

Die einfachste Art der Überkreuzung kommt bei einigen Fischen vor, bei denen die Optici übereinander hinwegziehen ohne sich zu durchkreuzen (z. B. Hecht), beim Hering tritt der Opticus des rechten Auges ungeteilt durch einen Schlitz im Opticus des linken Auges (Weber), bei anderen Formen (Abramis) spalten sich Nerven bei der Durchkreuzung (Hannover).

Über das Chiasma der Selachier sind wir noch nicht hinreichend unterrichtet, doch scheint es, dass hier neben einfachen Formen der (totalen) Überkreuzung im ventralen Teil schon jener Typ auftritt, der bei Amphibien und Säugetieren eine immer höhere Ausbildung erfährt: die bündelweise Durchkreuzung. Jeder Opticus zerfällt in eine Menge Bündel, die sich alternierend überkreuzen.

Bei den Amphibien ist, wie bei Selachiern und Teleostiern, die Überkreuzung der Optici eine totale und der Modus ist stets derart, dass Auflösung in zahlreiche mehr oder weniger dünne Bündel erfolgt, die sich wie ein Mattengeflecht durchwirken (Fritz). Außer durch das mikroskopische Bild wird die totale Kreuzung bei Teleostiern und Amphibien auch durch Degenerationsversuche sicher gestellt (Fritz, Krause).

Bei den Säugetieren ist der Typus der Durchkreuzung wie bei den Amphibien der bündelweise, aber hier tritt zum ersten und einzigen Mal im Wirbeltierstamm eine unvollständige Kreuzung der Fasern auf. Durchaus nicht allen Säugetieren eigen, bildet das ungekreuzte Bündel, das sich mit Hilfe der Degenerationsmethode darstellen lässt, beim Kaninchen einen äußerst dünnen Faden (Gudden, Singer und Münzer), stellt beim Hund schon ein stärkeres Bündel dar, das bei der Katze noch bedeutender entwickelt ist. Bei Maus und Meerschweinchen besteht eine totale Kreuzung der Nervenfasern.

Es liegt nahe, bei diesem allmählichen, stärkeren Hervortreten des ungekreuzten Bündels bei den Säugetieren an eine Beziehung zu der Ausdehnung des binokularen Gesichtsfeldes zu denken (Johannes Müller), das ja beim Kaninchen kaum entwickelt, bei Hund und Katze schon eine größere Ausdehnung gewinnt und bei Mensch und Affen, mit ihrem starken ungekreuzten Faseranteil im Sehnerven, seine größte Entwicklung unter den Säugetieren gewinnt.

Vor einer Überschätzung dieser Beziehung warnt aber die Erfahrung bei Sauropsiden, bei denen niemals partielle Kreuzung vorkommt, obgleich bei manchen Vögeln das binokulare Gesichtsfeld eine erhebliche Ausdehnung hat (s. u.), z. B. bei den Eulen. Diesem Unterschied zwischen Vögeln und Säugetieren entspricht ein weiterer, der offenbar in enger Beziehung zu dem ersteren steht: bei Säugetieren sind die Bewegungen beider

Bulbi reflektorisch außerordentlich fest miteinander verbunden, wir finden nur konjugierte Augenbewegungen, während bei den Sauropsiden anscheinend durchgängig eine derartige Verknüpfung fehlt, so dass die Bewegungen beider Augen ganz unabhängig voneinander sind, was ja für das Chamäleon allgemein bekannt ist, aber auch bei anderen Sauropsiden, speciell bei Vögeln sich leicht feststellen lässt.

Bei Reptilien und Vögeln überkreuzen sich, wie alle neueren Untersuchungen übereinstimmend zeigen (Gross, Singer und Münzer), die Optici stets total, aber meist nach einem anderen Typus, wie bei Amphibien und Säugetieren. Kommen bei Reptilien noch bündelweise Kreuzungen vor (höhere Schlangen), so giebt es bei Vögeln nur den Typ, der für die Sauropsiden bezeichnend ist, die blätterförmige Überkreuzung.

Die Zahl der Blätter variiert von einigen wenigen (2—3 Blätter bei den niederen Lacertiliern) bis zu recht erheblichen Zahlen (11—12 Blätter bei der Gabelweihe, 17—18 bei der Dohle).

Eine genauere Beziehung der Kompliziertheit der Kreuzung zur allgemeinen Organisationshöhe der Formen besteht kaum, indem z. B. die Eule mit ihren hochentwickelten Augen eine Überkreuzung mit 3—4 Blättern hat (Singer und Münzer).

Von funktionellem Standpunkte aus lässt sich ja überhaupt dieser Mannigfaltigkeit kaum ein Interesse abgewinnen.

Über die Verteilung der Gliazellen in Opticus und Chiasma ist in den einschlägigen Arbeiten vielerlei thatsächliches zusammengetragen, was dort zu vergleichen ist, ebenso die Litteratur, die über diesen Gegenstand, im Vergleich zu seiner geringen allgemeinen Bedeutung, erstaunlich reich ist. Man vergleiche besonders Fritz, Gross, Singer und Münzer.

b) Die Hilfsapparate der Lichtsinnorgane.

1. Lichtbrechende und bildentwerfende Apparate.

A. Allgemeines.

Lichtdurchlässige Gewebe.

§ 62. Nur die allerwenigsten Lichtsinnzellen liegen frei an der Körperoberfläche und sind so ohne weiteres für die Lichtstrahlen zugänglich, wie etwa bei Stylaria (s. Fig. 39). Die große Mehrzahl ist in mehr oder weniger dicker Schicht von Geweben bedeckt, die das Licht erst passieren muss, um zum Ort seiner Wirkung zu gelangen.

Diese Gewebsschichten, die zwischen der Körperoberfläche und den Sinneszellen liegen, müssen notwendig lichtdurchlässig, durchsichtig sein.

In dieser physikalischen Beschaffenheit liegt eine wichtige physiologische Funktion der betreffenden Gewebe.

Parallel mit der Eigenschaft der Durchsichtigkeit gehen häufig morphologische Veränderungen gegenüber den, gewöhnlich nicht durchsichtigen, umgebenden Geweben.

Kann man nun auch meist nicht sagen, wozu diese Veränderungen notwendig sind, in welcher kausalen Beziehung sie zu der Durchsichtigkeit stehen, so stehen sie doch offenbar in dem Verhältnis einer funktionellen Abhängigkeit (funktionell im mathematischen Sinne) zu den, ihrem Wesen nach unbekannten, Veränderungen, die die Lichtdurchlässigkeit der Gewebe bedingen, also primär notwendig sind.

So liegen z. B. bei Planarien die Pigmentbecherocellen etwas unter der Epidermis. Die dünne Gewebsschicht, die sie von ihr trennt, ist unpigmentiert, so dass bei dunkelgefärbten Formen die Augen von einem hellen Hof umgeben scheinen. Das Epithel ist über dem Ocell etwas anders beschaffen als in der Nachbarschaft, die Zellen sind ein wenig niedriger, und es fehlen ihnen völlig jene eigenartigen stäbchenförmigen Gebilde von unbekannter Bedeutung, die sonst so charakteristisch für die Epidermis der Turbellarien sind (Hesse).

Als Ideal für die Eigenschaft dieser Gewebe muss man im allgemeinen die beiden Forderungen stellen: Sie müssen das Licht möglichst ungeschwächt durchlassen und müssen ferner möglichst keine qualitativen Änderungen des gegebenen Lichtes bewirken, durch Extinktion oder Schwächung bestimmter Strahlengattungen.

Dass auch Gewebe, die die erste Forderung gut erfüllen, in Hinsicht auf die zweite Fähigkeit mancherlei Mängel zeigen, wurde schon oben bei der Betrachtung des Lichtes in der Natur erwähnt.

Lichtbrechende Gewebe.

§ 63. Bei dieser einfachen Eigenschaft der Lichtdurchlässigkeit bleibt es aber in den meisten Fällen nicht. Die Gewebe, welche das Licht passiert, bevor es die Sinneszellen erreicht, haben sehr häufig noch die Eigenschaft, das Licht besonders stark zu brechen, stärker als die umgebenden Teile der Körperbedeckung.

Diese Eigenschaft allein würde aber noch keinen Vorteil in der Lichtverteilung bedingen, wenn nicht noch etwas anderes hinzukäme. Die Wölbung der stärker lichtbrechenden Gewebe, die es erst ermöglicht, dass diese Teile als Linsen wirken und so auf bestimmten Stellen das Licht konzentrieren, während andere Teile weniger Licht erhalten, als sie ohne diese Einrichtungen bekommen würden.

Die Bildung solcher besonders stark lichtbrechender Teile geht übrigens nicht nur von den bedeckenden Geweben, also den sekundären Teilen der Lichtsinnorgane aus, sondern auch die Lichtsinnzellen selbst beteiligen sich hieran.

Nicht alle besonders stark lichtbrechenden Teile, die sich in einem Lichtsinnesorgan an einer Lichtsinnzelle finden, stehen notwendig in Beziehung zur Lichtkonzentration oder zum Zustandekommen des »Bildes« der Außenwelt.

Betrachten wir zunächst vergleichend die stärker lichtbrechenden Teile der Lichtsinnzellen selbst:

In einer Reihe von Fällen handelt es sich um stark lichtbrechende Körper, die ihrer Lage nach sicher vom Lichte passiert werden müssen, bevor dieses zu dem Orte gelangt, wo es in Erregung lebendiger Substanz umgesetzt wird.

So ist bei Arca Noae (Mollusk) die Sehzelle zunächst von einer konvex-konkaven cuticularen Kappe bedeckt, die etwas über die benachbarte Cuticularfläche hervorragt, also geeignet ist, Licht zu sammeln, und darunter ist der Mittelteil der Sehzelle angeschwollen, besonders durchsichtig, stark lichtbrechend und dient offenbar als eine Art »Linse« (Carrière, Hesse).

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse unter den Würmern bei Branchiomma, wo auch jede Sehzelle einen linsenförmigen Körper enthält, der unter der Cuticula liegt und einen Teil der Sehzelle bildet. Bei Sabella hat die »Linse« birnenförmige Gestalt.

Anders wird vielleicht der sogenannte Glanzkörper (Apathy, S. 715) in den Sehzellen der Hirudineen beurteilt werden müssen. Es ist dies ein stark lichtbrechendes Gebilde, häufig von komplizierter Form, das im Innern der Lichtsinnzellen gelegen ist. An seiner Grenzfläche gegen das Plasma hin, die als Stiftchensaum ausgebildet ist (s. o.), erfolgt anscheinend die Umsetzung des Lichtreizes in Erregung der lebendigen Substanz. Immerhin ist es möglich, dass auch dieses Gebilde nicht ohne Bedeutung für die Konzentration des Lichtreizes auf einzelne Stellen der Lichtsinnzelle ist, und nicht ausgeschlossen scheint auch eine derartige Funktion für die Phaosphären der Salpen und des Eucalanus (s. o.).

Eine ganz andere Stellung nehmen nun aber sicher eine große Gruppe von stark lichtbrechenden Teilen von Sehzellen ein, die das Gemeinsame haben, dass wir in ihnen die Zellteile sehen müssen, die der physiologischen Umsetzung des Lichtreizes dienen. Der Glanzkörper der Hirudineen-Lichtzellen lässt sich möglicherweise auch schon hierher rechnen.

Man kann vielleicht ganz allgemein sagen, dass die Teile der Sehzellen, die der Verarbeitung des Lichtreizes dienen, stets stärker lichtbrechend sind als die übrige Zelle, so weit sie überhaupt morphologisch erkennbar charakterisiert sind.

So ist es durchgehends bei den weitverbreiteten Stiftchensäumen (s. o.), besonders bei den als Verschmelzungsprodukte von Stiftchensäumen aufgeführten Rhabdomen der Arthropoden.

Auch an den Sehzellen der Wirbeltiere sind die Stäbchen und Zapfen stark lichtbrechend, und jedes Stäbchen ist im stande, ein Bild der Außenwelt zu entwerfen.

Diese Fähigkeit, die die ersten Beobachter in großes Erstaunen setzte, ist aber nur ein physikalisches Curiosum (Boll), das keinerlei Bedeutung für das Sehen hat. Von Bedeutung könnte nur die Eigenschaft der totalen Reflexion des Lichtes in den Stäbchen sein, durch die ein Lichtstrahl in ihnen gefangen wird und so gezwungen ist, seine ganze Energie an das Stäbchen abzugeben, das bei einfachem Durchgange ihm nur wenig hätte abnehmen können (Brücke).

Fig. 60.



Längsschnitt durch ein entpigmentiertes Omma von Machilis spec. Vergr. 400fach. Nach Hesse.

Die große Masse der Einrichtungen, die als Lichtsammler Verwendung finden, die also das Licht auf bestimmte Stellen des Rezeptionsapparates in besonders hohem Maße konzentrieren, gehören nicht den Sehzellen selbst an, sondern den Geweben, die die specifischen Elemente bedecken.

Weit verbreitet ist die Verwendung der Körpercuticula als lichtbrechendes Medium.

In der einfachsten Form findet sie sich etwa an den segmentalen Sehorganen von Eunice viridis (Hesse 126). Hier ist die Cuticula verdickt und setzt sich an den Rändern mit einer Wölbung scharf gegen die Umgebung ab. In den mittleren Teilen ist die Cuticula völlig planparallel, so dass sie hier nur eine Verschiebung, aber keine Richtungsänderung der Lichtstrahlen bewirken kann, während die Wölbung am Rande geeignet erscheint, den Lichtsinnzellen Strahlen durch Brechung zugänglich zu machen, die sie sonst nicht mehr erhalten würden.

In ähnlich unvollkommener Weise ist bei den am tiefsten stehenden Insekten für die Lichtbrechung Sorge getragen. Bei Machilis (Podure) ist die Cuticula über dem paarigen Stirnauge nur wenig verdickt und schwach vorgewölbt, über dem unpaaren Auge ist sie etwa doppelt so dick (Hesse 118). Ja bei den Phryganidenlarven ist unter den zahlreichen Facetten nur eine mit einer verdickten und gewölbten Cuticula versehen. Die Chitinhaut über den übrigen Facetten unterscheidet sich von den umgebenden Teilen der chitinigen Kopfhaut nur durch ihre glattere Oberfläche und ihre Durchsichtigkeit.

Fig. 61.



Bei der großen Mehrzahl der Insekten aber gestaltet sich die stark verdickte und gewölbte Cuticula, an der vielfache Schichtung bemerkbar ist, zu den Gebilden, die als Cornealinse der Insekten bekannt sind.

Zur Demonstration der Mannigfaltigkeit der Gestaltung, die dieses »geformte Sekret« (Biedermann) aufweist, sei nur auf einige Beispiele hingewiesen.

Bei fast ebener Oberfläche bildet die Cuticula im Auge von Julus nach innen eine gewaltige Verdickung, bei Aega (Fig. 63) sind Vorder- und Hinterfläche der Cornealinse fast gleich stark gewölbt, bei Myrmeleon (Fig. 64) ist die Vorderfläche stärker gewölbt als die Hinterfläche, und im Stirnauge von Agrion zeichnet sich die Cornealinse durch eine außerordentliche Unregelmäßigkeit der Gestaltung nach innen aus, bei stark und gleichmäßig gewölbter Außenfläche.

Bei starker Ausbildung der Cuticula, wie sie bei den Insekten üblich, haben die Matrixzellen keine Bedeutung für die Lichtbrechung, ihre Körper sind zu flachen napfförmigen Resten geworden, die möglichst unauffällig den starken Cuticularbildungen anliegen.

In anderen Fällen aber übernehmen die Epithelzellen selbst die Funktion der Lichtbrechung.

Das ist vor allem bei den Pflanzen der Fall. Am vollkommensten sieht man es außer den bisher bekannten Einrichtungen der Pflanzen an dem euphotometrischen Laubblatt von Fittonia Verschaffelti, einer Acanthacee. Hier hat eine der zwei Zellen, die das Lichtsinnorgan bilden, die Gestalt einer Linse. Ihr klarer Inhalt ist stärker lichtbrechend als der der umgebenden Zellen, eine Eigenschaft, die anscheinend auf größerem Gerbstoffgehalt beruht. Der Zellkern ist klein, rund und fast ganz homogen. Die Fähigkeit dieser Zelle, das Licht auf bestimmten Stellen der unterliegenden Gewebe zu konzentrieren, ist durch Beobachtung festgestellt (Haberlandt 197).

Über das Vorkommen ähnlicher Einrichtungen bei Tieren ist kaum etwas bekannt.

Medianschnitt durch drei Ommen des Komplexauges von Macroglossa stellatarum. Vergr. 300 fach Nach Hesse.

kk Kerne der Krystallkegelzellen, sog. Semper'sche Kerne; *pz* Pigmentzelle; *szk* Kerne der Sehzellen; *Rh* Rhabdom; *r* distaler fadenformiger Abschnitt der Retinula.

Vielleicht gehört hierher die Beobachtung von SCHLAMPP (104) über das, was er als die »accessorische Hornhaut der Epidermis« bei Proteus anguineus nicht gerade glücklich bezeichnete: es handelte sich um eine besonders starke Anhäufung der einzelligen Schleimdrüsen, die in der ganzen Haut häufig sind. SCHLAMPP glaubt, dass sie das Eindringen des Lichtes befördern. Dagegen macht KOHL (23) geltend, dass die dichteste Zusammendrängung von Schleimzellen gar nicht im Bereich des Auges, sondern ventral davon gelegen sei, so dass Lichtstrahlen, die hier die Haut durchdringen, das Auge nicht treffen könnten.

Jedenfalls treten die Epithelzellen als Teile des lichtbrechenden Apparates in ihrer Bedeutung völlig zurück gegenüber dem Anteil, den das

Fig. 62.



Medianschnitt durch das Stirnauge von Cloëon spec. Vergr. 330fach. Nach HESSE. *sk* Kern einer Sehzelle; *tak* Kerne der Tapetumzellen; *hy* Hypodermis; *no* Sehnerv; *bg* Bindegewebe.

Bindegewebe an der Bildung derjenigen brechenden Augenmedien nimmt, die durch Umwandlung der Körperwandung entstehen.

Zieht man allerdings in Betracht, dass die Zellen, die z. B. bei den Vertebraten die Linse bilden, entwicklungsgeschichtlich vom äußeren Körperepithel abstammen, so gewinnen die Epithelzellen wieder eine wesentlich höhere Bedeutung.

Das Bindegewebe bildet ja hauptsächlich die Vertebratencornea und nimmt auch an den entsprechenden Bildungen bei Wirbellosen einen wesentlichen Anteil, mag es nun der bindegewebigen Kapsel des Bulbus oder dem subkutanen Bindegewebe entsprechen.

Als letzte Gruppe lichtbrechender Teile müssen nun noch jene erwähnt werden, die entweder ganz Zellprodukte, geformte Sekrete, sind oder bei

denen doch die Hauptmasse aus Zellprodukten oder Umwandlungsprodukten von Zellen besteht.

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass die Wirbeltierlinse hierhin gehört. Sie entsteht aus epidermalen Zellen und besteht in fertigem Zustande der Hauptmasse nach aus Linsenfasern, d. h. Zellen, die eine sklerotische Umwandlung erfahren haben. Der zellige Charakter dieses Gebildes tritt entwicklungsgeschichtlich und vergleichend anatomisch scharf hervor (s. u.).

Unter den Wirbellosen finden wir zwei Prinzipien bei der Bildung von Apparaten, die der »Krystalllinse« entsprechen. Es sind einerseits Formen

Fig. 63.

Medianschnitt durch ein Omma von Aega, entpigmentiert und etwas schematisiert. Vergr. 270fach. Nach Hesse.

Fig. 64.



Medianschnitt durch ein Auge der Larve von Myrmeleon spec., entpigmentiert. Vergr. 510fach. Nach Hesse.

rein zelligen Ursprungs, die über dieses Stadium, das bei den meisten Wirbeltieraugen nur passagär ist, nie hinauskommen.

Auf diesem Stadium steht z. B. die einzige bisher bekannte, aus Zellen aufgebaute Linse bei Arthropoden. Die Linse im Stirnauge von Cloëon (♂) (Fig. 62), deren zahlreiche, dicht aneinander schließende Zellen von deutlichen Zellmembranen umgeben sind, während die Linse als Ganzes keine Kapsel hat (Hesse).

Denselben Wert haben morphologisch die Linsen von Pecten jacobaeus (Tafel II), wo die einzelnen dicht aneinander gepackten Zellen durch

eigentümliche Plasmastrahlungen ausgezeichnet sind, die ganz an die organischen Radien in den Sphären bei der Zellteilung erinnern (Hesse).

Der andere Typus von »Linsen« bei Wirbellosen wird repräsentiert durch die Krystallkegel der Arthropoden. Eine kleine Anzahl, anscheinend stets vier Zellen, scheiden stark lichtbrechende Massen ab, die in verschiedenster Ausgestaltung dann als »Krystallkegel« bezeichnet werden.

Die Bezeichnung als »Kegel« entspricht häufig durchaus nicht der wirklichen Form. Bei Periplaneta ist sie wohl berechtigt, auch bei Makroglossa (Fig. 61), Machilis (Fig. 60) und vielen anderen Species. Dagegen würde man der Form nach bei Myrmeleon (Fig. 64) wohl besser von einer Linse und bei Aega (Fig. 63) von einer Kugel sprechen.

Bei den Heteropoden (Carinaria mediterranea) ist die Linse gleichfalls nicht aus Zellen aufgebaut, sondern ist ein Sekretionsprodukt.

§ 64. Endlich muss zu den lichtbrechenden Apparaten noch ein Gewebe gerechnet werden, das zwar weniger die Funktion weiterer Lichtkonzentration hat, aber hell durchsichtig sein muss und vielfach als Füllmasse zwischen den dioptrischen und rezipierenden Apparaten eingeschoben wird. Es ist das Gewebe, das beim Wirbeltierauge als Glaskörper bezeichnet wird. Für eine vergleichende Betrachtung empfiehlt sich mehr der indifferente Name Emplem (Grenacher).

In dem Emplem haben wir wohl stets ein Sekretionsprodukt zu sehen, ihm kommt nie ein zelliger Aufbau zu.

Bei Würmern und Mollusken tritt die Sekretnatur dieses Teiles sehr deutlich hervor. Ein Sekretpfropf füllt die Napfaugen und schützt das Sinnesepithel vor direkter Wassereinwirkung.

So wechseln bei Nereis cultrifera Sinneszellen und Sekretzellen im allgemeinen regelmäßig miteinander ab, doch ist die Zahl der Sekretzellen etwas geringer als die der Sehzellen, bei Eunice torquata ist die Zahl beider Zellarten etwa die gleiche. Die Sekretzellen geben proximal einen Sekretfaden ab, der in die lichtbrechende Substanz übergeht, welches die Augenblase erfüllt, die Sekrete der Zellen setzen das Emplem zusammen.

Bei Phyllodoce laminosa (Fig. 65) liegt nur eine große Sektretzelle an der Ansatzstelle des Sehnerven und drängt an dieser Stelle die Sehzellen auseinander. Diese Zelle scheidet das ganze Emplem ab (Hesse).

Unter den Lamellibranchiaten mag Lima squamosa (Anisomyaria) genannt werden, bei der ebenfalls mit voller Klarheit ersichtlich ist, wie die Sekretzellen, die zwischen den Sehzellen liegen, durch zahlreiche Fäden mit der homogenen Füllmasse des Auges derart zusammenhängen, dass eine Grenze zwischen Zelle und Füllmasse gar nicht gezogen werden kann.

Selbst bei der hoch differenzierten Gruppe der Cephalopoden sind die Elemente, welche das Emplem bilden, noch nicht räumlich von den

Sehzellen getrennt, sondern liegen zwischen den sogenannten »Sockeln« der Sehzellen als sogenannte Limitans- oder Homogenea-Zellen (Grenacher). Jede Zelle zieht sich in einen feinen Faden aus, der durch die sogenannten Rhabdome hindurchzieht und sich mit der Emplemmasse verbindet.

Auch bei den komplizierten Augen der Alciopiden einerseits, der Heteropoden andererseits lässt sich das Emplem als Sekret erweisen.

Bei den letzteren sind es die Zellen der Pigmenthaut, die die Füllmasse absondern, d. h. die Zellen, die den Verbindungsteil einnehmen, der sich zwischen Corneagrenze und Retina einschiebt. Man erkennt an den Zellen deutlich die Sekretfäden, durch die sie mit dem Emplem zusammenhängen (Hesse 125).

Fig. 65.



Medianschnitt des Auges von *Phyllodoce laminosa.* Vergr. 700fach. Nach Th. Beer.
dz Drüsenzelle, die das Emplem liefert; *ep* Epidermis; *no* Nervus opticus.

Bei den Alciopiden besteht eine eigentümlich gebaute »Glaskörperdrüse«, die an der distalen Retinagrenze (d. h. dem Analogon der Ora terminalis der Wirbeltiere) in das Augeninnere einmündet, die also eine besonders hohe Differenzierung eines kleinen Teiles der Zellen darstellt, die den Pigmenthautzellen der Heteropoden analog (nicht homolog) sind (Hesse 126).

Inwieweit auch der Glaskörper des Wirbeltierauges als Sekretionsprodukt anzusehen ist, wird unten erörtert werden (Rabl).

In den primitivsten Fällen schützt das Emplem das Sinnesepithel vor der direkten Berührung mit dem Seewasser, wie es z. B. im Auge von Nautilus der Fall ist. Eine dioptrische Funktion kommt ihm nur insofern zu, als es die Helligkeit des Netzhautbildes erhöht. In dieser Bedeutung tritt uns das Emplem bei den Augen der polychäten Anneliden entgegen, die entweder ganz geschlossen sind oder noch durch eine kleine Öffnung mit dem Seewasser in Verbindung stehen.

Das Emplem hat nicht immer eine gallertartige Beschaffenheit, wie wir es vom Glaskörper her kennen, sondern es kann auch durch Augenflüssigkeiten dargestellt werden, bei denen, wie bei dem gallertartigen Emplem, es vielfach eine kaum abzuweisende Annahme ist, dass bestimmte Zellen

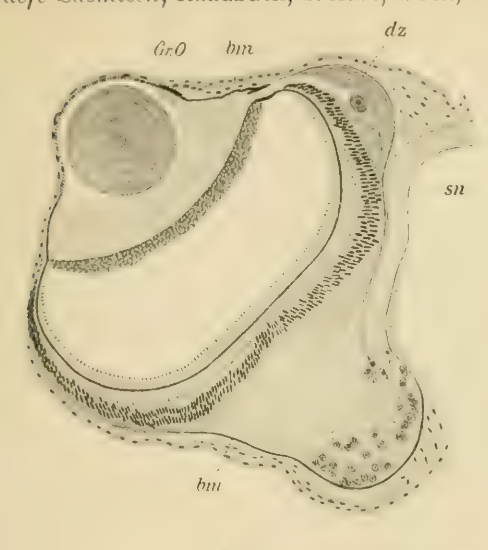


Fig. 1.

Auge von Vanadis formosa (Alciopide). Vergr. 100 fach nach Hesse.

Gr.O Greefsches Organ des Alciopidenauges.
bm Basalmembran.
dz Sekretzelle.
sn Optischer Nerv.

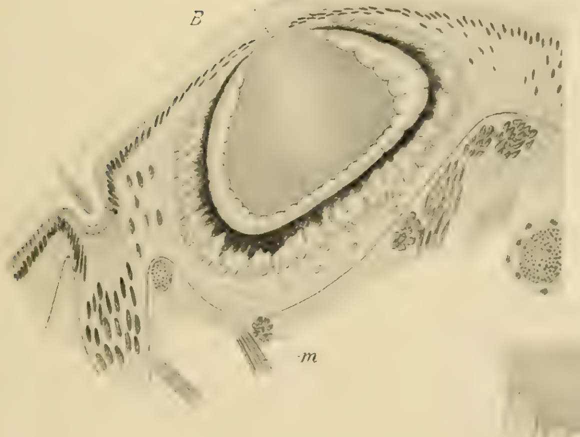


Fig. 2.

Hinteres Pigmentbecherocell von Nereis cultrifera nach Hesse Vergr. 230 fach.

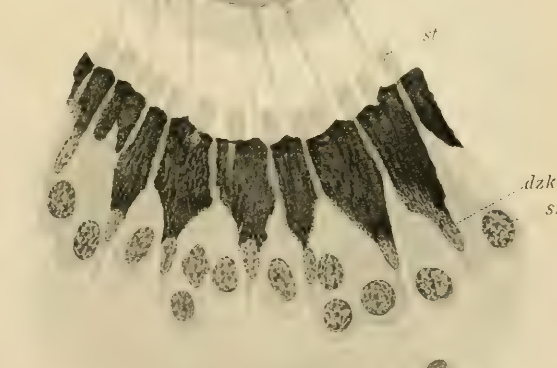


Fig. 3.

Ein Stück der Wand des Ocells von Nereis cultrifera im Medianschnitt. Vergr. 760 fach nach Hesse.

lk Emplem.
st Stäbchen.
dzk Kern der Zwischenzellen.
szk Kern der Sehzellen.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



seine Absonderung übernommen haben. So beschreibt GRENACHER (133) für die Cephalopoden einen Gürtel von Pigmentzellen zwischen dem Corpus epitheliale und der eigentlichen Retina, also etwa dem Orbiculus ciliaris des Wirbeltierauges vergleichbar, in dem die Zellen an ihrer freien Oberfläche eigentümlich uneben, wie gezähnelt aussehen, was GRENACHER als den Ausdruck einer sekretorischen Thätigkeit auffasst, durch die diese Zellen das Emplem, die Augenflüssigkeiten, liefern.

Bildentwerfende Apparate.

§ 65. Nach diesen allgemeinen Erörterungen können wir zur Betrachtung der bildentwerfenden Apparate übergehen, wie sie sich in den Augen der Arthropoden, Heteropoden, Cephalopoden, im Auge von Pecten und bei den Vertebraten finden.

Auf welcher anatomischen Grundlage auch immer die höchst verschiedenen dioptrischen Apparate ruhen, die physikalischen Eigenschaften, die maßgebend für die Entstehung eines Bildes der Außenwelt sind, zeigen nur eine geringe Zahl von Variationen.

Wir betrachten daher zunächst die optischen Prinzipien, die in den Augen mit Bildern der Außenwelt zur Verwirklichung gelangt sind.

Eine Veränderung des Ganges der Lichtstrahlen, wie sie zur Erzeugung eines irgendwie gestalteten Bildes oder auch nur zur Konzentration des Lichtes notwendig ist, kann auf dioptrischem oder katoptrischem Wege zu stande kommen.

In der überwiegenden Masse der Fälle sind dioptrische Einrichtungen getroffen, ja ein Organ, das nur durch katoptrische Wirkungen ein Bild entwirft, ist nicht bekannt.

Auch ganz ohne Zuhilfenahme brechender Medien kann ein Bild der Außenwelt nach dem Prinzip der Camera obscura entworfen werden. Ob derartige Einrichtungen biologisch verwertet werden, ist zweifelhaft, doch lassen sich einige Befunde in dieser Weise deuten.

Am längsten bekannt ist in dieser Hinsicht das Auge von Nautilus. Es besteht aus einem einfachen Hohlraum ohne brechende Medien, der nur durch eine Öffnung von 2,5 mm Durchmesser sich nach außen öffnet. Die innere Augenachse ist 14 mm lang (HENSEN 138). Sehr vollkommen können die Bilder in diesem Auge wohl kaum sein. Ganz ähnlich ist die Einrichtung bei Nereis pelagica (HESSE 126), auch hier kann das Licht, das sonst allerseits durch Pigment abgeblendet wird, nur durch einen sehr engen unpigmentierten Bezirk ins Innere des Blasenauges gelangen, dem, außer einem strukturlosen Emplem, alle lichtbrechenden Medien fehlen.

Bei Nereis cultifera ist die unpigmentierte Öffnung der Blase so groß, dass hier wohl kaum an die Entstehung eines Bildes mehr gedacht werden kann (Taf. V, Fig. 2).

Eine Abschätzung dessen, was mit einer Camera obscura optisch zu erreichen ist, geben die Tabellen, die SCHMIDT (161) nach MIETHE mitteilt (l. c. S. 126).

Zieht man in Betracht, dass es sich um kleine Augen und, absolut betrachtet, enge Diaphragmenöffnungen handelt — z. B. bei Nereïs —, durch die das Bild entworfen wird, dass ferner der Abstand der lichtreizbaren Elemente von der Ebene des Loches sehr klein ist, so ersieht man, dass durch eine derartige Einrichtung sehr lichtstarke und relativ scharfe Bilder entstehen können.

Ein Maß für die Unschärfe des Bildes einer Lochcamera giebt der Durchmesser des Bildes eines Punktes, der abgebildet wird.

Für die Schärfe des Bildes giebt es eine optimale Dimension des Loches, die etwa zwischen 50 bis 100 μ liegt, unterhalb dieser Größe tritt die Beugung, die das Bild verschlechtert (s. u.), störend hervor.

Bei einem Lochdurchmesser von 50 μ hat das Bild eines Punktes bei 10 mm Abstand der lichtrezipierenden Schicht von der Lochebene einen Durchmesser von 138 μ, bei 2 mm Abstand nur ca. 28 μ, bei 1 mm ca. 14 μ usw., so dass diese optischen Fehler bei kleinen Augen ziemlich unbedeutend werden können. Zwischen 30 und 50 μ Lochdurchmesser sind, bei kurzem Abstand von Bildebene und Lochebene, die Bilder so gut wie gleichwertig.

Das gewöhnliche optische Hilfsmittel, mit dem wir Bilder entwerfen, ist die Linse. Auch in den Tieraugen ist sie weit verbreitet, doch kommt sie meist nicht als homogene Linse vor, sondern ist so eingerichtet, dass die verschiedenen Schichten verschieden hohe Brechungsexponenten haben und zwar das Licht um so stärker brechen, je näher sie dem Linsenkern sind. Hierdurch wird die Brechkraft der ganzen Linse höher, wie sie sein würde, wenn sie homogen wäre und den Brechungsindex des Kernes besäße (HELMHOLTZ 128).

Bringt man eine Linse in ein Medium von demselben Brechungsexponenten wie die Linsensubstanz, so wird dadurch die Brechkraft der Linse aufgehoben, soweit sie auf dem Prinzip beruht, dass jede sphärische Trennungsfläche zwischen zwei Medien von verschiedenem Brechungsvermögen ein Bild der äußeren Objekte zu entwerfen im stande ist. Sie ist also z. B. bei der Cornea der Wirbeltiere, deren Wirkung ganz auf diesem Prinzip beruht, völlig aufgehoben.

Da das Brechungsvermögen organisierter Gebilde meist nicht sehr weit von jenem des Wassers entfernt ist, so würde sich für viele Tiere eine Insufficienz des dioptrischen Apparates ergeben, solange die Tiere gezwungen sind, im Wasser zu sehen.

Es sind zwei Arten optischer Systeme bekannt, deren Brechkraft unabhängig von der Krümmung der Begrenzungsflächen ist, und die also

auch im Wasser, ja in Flüssigkeiten von noch höherem Brechungsvermögen ihre Wirkung ausüben können. Die Etagenloupe und der Linsencylinder.

Die Etagenloupe ist von Matthiessen beschrieben worden. Er wies nach, dass ein Satz von Kugelschalen, die einer Achse aufgereiht und deren

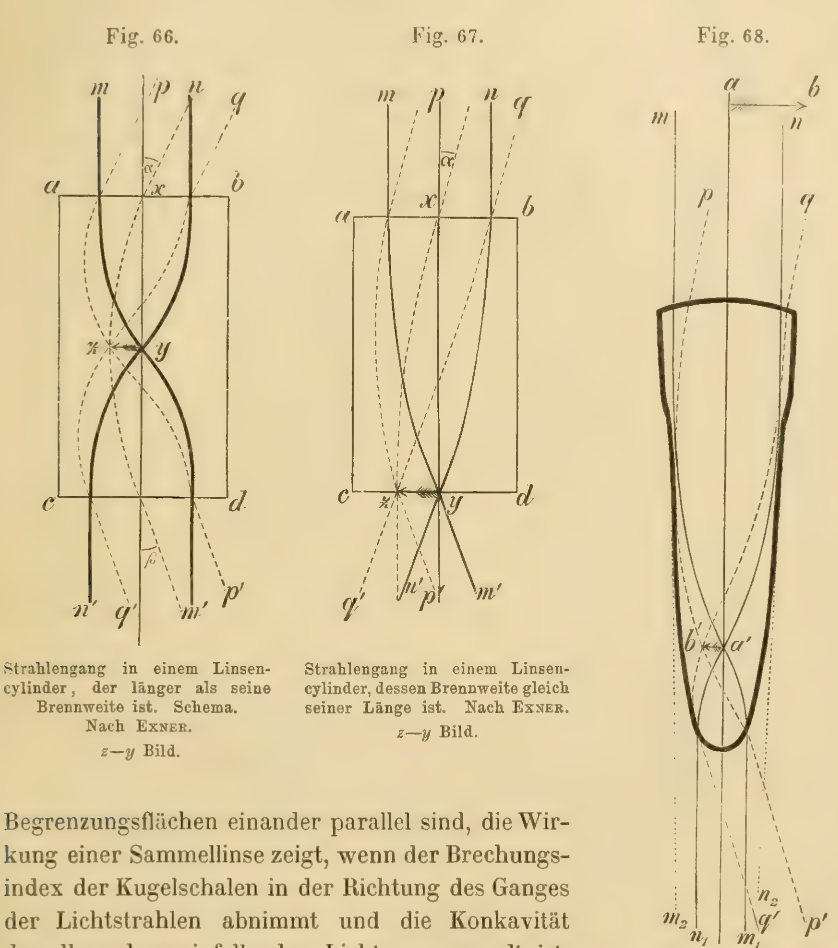


Fig. 66. Strahlengang in einem Linsencylinder, der länger als seine Brennweite ist. Schema. Nach Exner. z—y Bild.

Fig. 67. Strahlengang in einem Linsencylinder, dessen Brennweite gleich seiner Länge ist. Nach Exner. z—y Bild.

Fig. 68. Strahlengang im Linsencylinder eines Einzelomma von Lampyris splendidula. Nach Exner. a—b Gegenstand; b'—a' Bild.

Begrenzungsflächen einander parallel sind, die Wirkung einer Sammellinse zeigt, wenn der Brechungsindex der Kugelschalen in der Richtung des Ganges der Lichtstrahlen abnimmt und die Konkavität derselben dem einfallenden Lichte zugewandt ist. Diese Linsenwirkung ist auch bei planen Endflächen des ganzen Systems erhalten (s. auch Exner 90, S. 8).

Die Wirkungen der Etagenloupe sind aber nur ziemlich geringe und um erheblich Effekte zu erzielen, müssten die Differenzen des Brechungsvermögens der aufeinander folgenden Schichten recht erheblich sein, so dass sie schon bei einfacher mikroskopischer Untersuchung erkenntlich sein würden.

Es hat aber die mikroskopische Anatomie der dioptrischen Apparate solche Befunde noch nicht erhoben, so dass wir zurzeit nicht behaupten können, dass dieses optische Prinzip — in der belebten Natur — irgendwo Verwendung gefunden habe.

Anders steht es mit dem Linsencylinder. EXNER (90) bezeichnet mit diesem Worte einen geschichteten Cylinder, bei dem der Brechungsindex von der Achse gegen die Mantelfläche kontinuierlich abnimmt. Ein solcher Linsencylinder fungiert in gewisser Beziehung ähnlich wie eine Linse, er entwirft ein Bild der äußeren Objekte und die Entstehung dieses Bildes erfolgt auch bei vollkommen ebenen Grenzflächen.

Der Strahlengang ist ein wesentlich anderer, wie bei der Brechung durch eine Linse.

Während bei der Linse die Hauptstrahlen verschiedener Objektpunkte nach der Brechung divergieren, treten sie beim Linsencylinder, wenn seine Länge gleich der Brennweite ist, parallel aus, wie aus Fig. 67 zu ersehen ist.

Wie sich der Strahlengang gestaltet, wenn die Länge des Linsencylinders größer als seine Brennweite ist, zeigt schematisch Fig. 66, während Fig. 68 einen einzelnen Fall dieser Art, wie er bei Lampyris splendidula realisiert ist, in genauer Darstellung nach EXNER's Untersuchungen wiedergiebt.

Die Brennweite eines Linsencylinders ist seiner Länge umgekehrt proportional, wenn diese gewisse Grenzen nicht überschreitet.

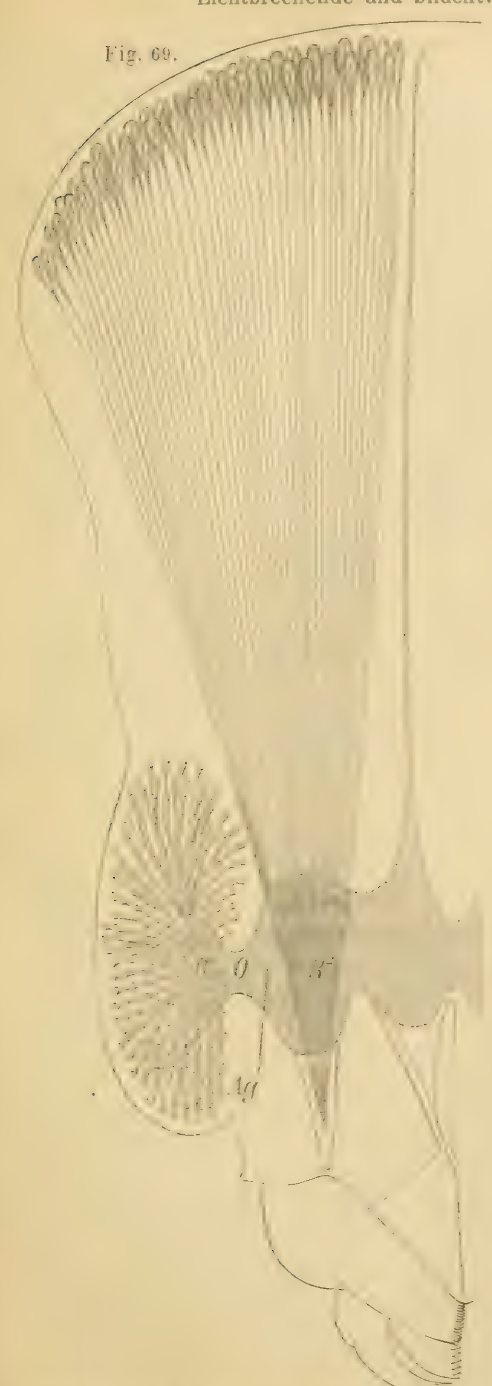
Die Größe der Fläche, die durch einen Linsencylinder abgebildet werden kann, ist durch Höhe und Dicke des Cylinders eng begrenzt. Für die optische Wirkung kommen die unteren äußeren Teile nicht in Betracht, sie können abgestutzt werden, so dass ein abgestumpfter Kegel entsteht, wie das bei den Krystallkegeln der Arthropoden in weitem Umfange geschehen und z. B. auch aus Fig. 68 zu ersehen ist.

Ob die Leistungen eines dioptrischen Apparates auf Linsenwirkungen beruhen oder nach dem Prinzip des Linsencylinders erfolgen, muss stets im einzelnen Fall ermittelt werden.

Bei Limulus sind die Leistungen des dioptrischen Apparates merklich die gleichen, ob man ihn in Luft, in Wasser, oder sogar in Anilin (Brechungsindex = 1,5803) untersucht, woraus deutlich hervorgeht, dass die Grenzflächen gegen das umgebende Medium nahezu keine Rolle spielen und die ganze Brechung im Innern des dioptrischen Apparates stattfindet.

Sphärische Grenzflächen können die Wirkung eines Linsencylinders noch verstärken, und natürlich lässt sich auch eine Steigerung der optischen Leistungen dadurch erzielen, dass dem Linsencylinder noch ein anderes optisches Hilfsmittel vorgesetzt wird, wie z. B. die Cornea der Arthropoden, die ihrerseits wahrscheinlich auch wieder nach dem Prinzip des Linsencylinders wirkt.

Fig. 69.



Schema der Augen des Männchens von Phronima sedentaria. Nach Exner.

R Retina des Seitenauges; *R'* Retina des Scheitelauges; *Ag* optisches Ganglion; *O* Nervus opticus.

Fig. 70.

Schema des Strahlenganges in einem Krystallkegel des Scheitelauges von Phronima sedentaria. Nach Exner.

§ 66. Gegenüber der ungeheueren Bedeutung der Dioptrik bei der Änderung des Strahlenganges im Auge, spielen katoptrische Prinzipien nur eine geringe Rolle.

Es ist nur ein Fall bekannt, wo die Katoptrik wesentlich in Betracht kommt, um ein Bild zu entwerfen: nämlich im Scheitelauge des Männchens von Phronima sedentaria (Fig. 69).

Mehrere Prinzipien vereinigen sich hier, um ein Bild zu stande zu bringen. Es erscheint unmöglich, auf dioptrischem Wege ein Bild vermittels der unsymmetrisch gebauten, ungeheuer langen und dünnen Krystallkegel darzustellen. Der dünne Faden des Kegels ist ja ca. 15mal so lang als die distale Anschwellung (s. Fig. 69).

Der Vorgang ist nun der, dass an der gekrümmten Oberfläche des Krystallkegels (Linsenwirkung) das Licht gebrochen wird und dann im Innern des Krystallkegels (nach dem Prinzip des Linsencylinders) ein Bild entsteht. Auf diese Art kann Licht zu dem fadenförmigen Teil des Krystallkegels gelangen, das nicht genau in der Richtung der Achse einfällt. In dem fadenförmigen Teil nun wird das Licht durch totale Reflexion, also katoptrisch, zur Spitze geleitet (Fig. 70), wo dann die rezipierenden Elemente gelegen sind. Ein eigentliches Bild erzeugt also dieser Krystallkegel, wie auch viele andere, nicht, sondern er stellt ein ganz eng begrenztes Stück der Außenwelt als einen Lichtpunkt dar, dessen Helligkeit von der Gesamtmenge des Lichtes abhängt, die von der ganzen dargestellten Fläche ausgesandt wird.

Die Bilder in den Sehorganen.

§ 67. Mit dieser Bemerkung über die Qualität der »Bilder« im Auge von Phronima (der Teilbilder des zusammengesetzten Auges) haben wir schon eine Frage gestreift, die noch näher erörtert werden muss:

Wie sind, rein physikalisch betrachtet, die Bilder der verschiedenen Tieraugen beschaffen?

Diese Frage soll hier bei Besprechung der dioptrischen Apparate erledigt werden. Sie hat zunächst gar nichts mit der Frage zu thun: was können die einzelnen Tiere sehen, und wie sehen sie? Denn auch das ideal vollkommenste Bild im Auge hätte biologisch nicht die geringste Bedeutung, wenn nicht Rezeptionsapparate vorhanden sind, die in ihrer Vollkommenheit ebensoweit gehen, wie das physikalische »Bild«.

Die Eigenschaften, welche für die Funktion der Bilder im Sehorgan wesentlich sind, sind wohl hauptsächlich:

Die Schärfe,
Die Größe,
Die Helligkeit.

Früher hat man auf einen anderen Punkt noch großen Wert gelegt: auf die Stellung des Netzhautbildes und seine geometrische Ähnlichkeit mit den Objekten der Außenwelt.

Die Einsicht, dass das tausendfach disputierte Problem: warum sehen wir die Gegenstände aufrecht, obgleich das Netzhautbild verkehrt steht? gar kein Problem, sondern eine falsche Fragestellung ist, basiert auf ungenügenden erkenntnistheoretischen Begriffen, diese Einsicht darf wohl jetzt überall vorausgesetzt werden, so dass zu ihrer Erläuterung keine vergleichende Betrachtung der Stellung der Netzhautbilder zu den Objekten nötig wäre.

Immerhin gewährt eine solche Betrachtung einiges Interesse.

Bei den Wirbeltieren wie auch bei den Würmern und Mollusken, soweit bei letzteren überhaupt Netzhautbilder vorkommen, herrscht eine große Einförmigkeit. Stets ist das Netzhautbild verkehrt, mag es durch Linsen entstehen, oder nach dem Prinzip der linsenlosen Camera obscura.

Anders bei den Insekten.

Die einfachen Insektenaugen zeigen auch stets umgekehrte Bilder, die Komplexaugen der Insekten und Krebse dagegen entwerfen, das ist jetzt experimentell festgestellt, aufrechte Bilder der Außenwelt (Exner).

Je nach der Lage der rezipierenden Elemente (Retinula) in Beziehung zu den Krystallkegeln unterscheidet Exner (90) zwei Arten von Bildern: Appositions- und Superpositionsbilder.

Als Beispiel der Appositionsbilder sei das Auge von Limulus (des Molukkenkrebses) erwähnt. Hier entsteht das Bild unmittelbar hinter den distalen Enden der Krystallkegel, so dass einer der Lichtpunkte, aus denen er sich zusammensetzt, stets nur Licht durch einen einzigen Krystallkegel erhält.

Beim Superpositionsbild, dessen Typus Exner am Auge von Lampyris splendidula (dem Glühwürmchen) studierte, liegt die Bildebene ein erhebliches Stück hinter den Enden der Krystallkegel, und die Gewebsschicht zwischen Krystallkegel und Netzhaut ist durchsichtig, so dass ein einzelnes Netzhautelement von Strahlen getroffen werden kann, die aus mehreren Kegelspitzen austreten.

Diese letzteren Bilder (Superpositionsbilder) sind ceteris paribus heller, aber weniger scharf, als die Appositionsbilder.

Die beiden Typen der Bilder sind nicht streng von einander geschieden, insofern, als die Augen mit Superpositionsbild durch Wanderung des Pigments nach hinten so verändert werden können, dass die Bilder fast zu Appositionsbildern werden, indem ein Netzhautelement infolge der vermehrten Abblendung durch das Pigment fast nur Licht von einem Krystallkegel aus erhalten kann. So hat Lampyris nur bei Dunkelstellung des Pigmentes ein Superpositionsbild, bei Lichtstellung fast ein Appositionsbild.

Besonders günstig für diese wechselnde Funktionsweise sind eine Reihe von Augen eingerichtet, deren Sehelemente in zwei Abschnitte geteilt sind, deren einer den Krystallkegeln dicht anliegt, während der andere von diesen entfernt, weiter distal gelegen ist.

Es kommt dieser letztere Teil wesentlich für die Rezeption des helleren Superpositionsbildes in Betracht, der vordere für das schärfere Appositionsbild.

Die Fähigkeit solchen Wechsels findet sich nur bei Nachttieren, d. h. Insekten und Krebsen, die sowohl bei hellem wie bei ganz schwachem Licht zu sehen vermögen, z. B. bei Hydrophilus, bei den Nachtfaltern und mehreren Krebsen: Peneus, Palinurus, Sycionia, Pisa u. s. w.

Tiere mit Appositionsbild sind dagegen nicht im stande, sich lichtstärkere Superpositionsbilder zu schaffen, haben es aber auch nicht nötig, da es ausschließlich Helltiere sind (Exner), z. B. Hummel, Wespe, Fliege, Libelle, und unter den Käfern Dorcadion aethiops und einige Elateriden (Schnellkäfer).

Bevor die physikalischen Bedingungen der Entstehung aufrechter Bilder im Facettenauge durch Exner (149) experimentell klargelegt worden waren, und sich ergeben hatte, dass Johannes Müller (186) mit seiner Theorie des musivischen Sehens der Wahrheit schon äußerst nahe gekommen war, war eine andere Anschauung diskutierbar. Gottsche hatte die Beobachtung gemacht, dass jede einzelne Facette eines Komplexauges ein umgekehrtes Bild des kleinen Bezirks der Außenwelt entwarf, von dem aus sie überhaupt Licht erhielt, und er behauptete darauf hin, das Bild des Komplexauges bestehe aus lauter kleinen umgekehrten Bildern einzelner Teile der Außenwelt.

Seine Beobachtung war unvollständig: er hatte bei der Präparation der Facetten die Krystallkegel, gerade die wichtigsten Teile des optischen Apparates vernichtet, und die umgekehrten Bildchen der Corneafacetten, die er beobachtete, haben physiologisch keinerlei Interesse. Aber der Einwand, der von vielen Seiten gemacht wurde: ein Sehen dieser Art sei undenkbar, denn es müsste außerordentliche psychische Fähigkeiten erfordern, alle diese kleinen umgekehrten Einzelbilder wieder umzudrehen und so ein richtiges Bild der Außenwelt zu bekommen, dieser Einwand ist, wie schon angedeutet, gegenstandslos.

Nach einem vergleichend anatomischen Befunde schien es, als hätte es wirklich Wesen gegeben, die so sahen, wie Gottsche und nach ihm noch andere Forscher sich das Sehen der Arthropoden im allgemeinen vorstellten.

Die seltsame, längst verschwundene Gruppe der Trilobiten hat, wie die Untersuchung ihrer Reste auf Dünnschliffen ergab, facettierte Augen gehabt, in denen die Lichtbrechung nicht durch Krystallkegel (nach dem

Prinzip des Linsencylinders) zu stande kam, sondern in deren jedem eine regelmäßige Linse lag, wie sie in den einfachen Augen der Insekten so verbreitet sind (untersucht an Phakops fecundus. EXNER 90). Diese Komplexaugen stellten also Aggregate von Einzelaugen dar, deren jedes ein kleines verkehrtes Bildchen hätte entwerfen müssen. Aber derartige Bilder sind, das können wir mit Sicherheit behaupten, in jenen Augen nie zu stande gekommen. Zieht man die absolute Größe der Einzelaugen in Betracht, so ergiebt sich, dass infolge der Beugung gar keine »Bilder« entstehen konnten, dass vielmehr jedes Auge nur eine einzige Beugungsscheibe als »Bild« hat liefern können, so dass der Erfolg derselbe war, wie beim Komplexauge der Insekten. Die Gesamtheit der Beugungsbilder der Einzelaugen bilden ein aufrechtes Bild der Außenwelt.

Noch in anderer Hinsicht als in bezug auf die Stellung kann das Netzhautbild Unähnlichkeiten mit der empirischen Außenwelt zeigen: es kann der Projektion des Sehfeldes geometrisch unähnlich sein.

Nur ein Beispiel sei angeführt:

Bei Squilla mantis hat das Auge die Form einer horizontal gestellten Walze. Es muss bei solcher Gestaltung des Auges das Netzhautbild einer horizontalen Linie viel größer, wahrscheinlich um das vielfache größer sein als das Bild derselben Linie, wenn sie vertikal gestellt ist (EXNER 90).

Eine solche Verzerrung in bestimmter Richtung kann von biologischer Bedeutung sein. EXNER (90) weist darauf hin, dass auch wir ähnliche Verzerrungen in der Physik als Kunstgriffe anwenden, z. B. werden die Vorderflächen von Thermometerröhren häufig derart geschliffen, dass der dünne Hg faden breit erscheint und so viel besser beobachtet werden kann.

Die Schärfe der Netzhautbilder.

§ 68. Für weit wichtiger als diese geometrischen Beziehungen zwischen Netzhautbild und Außenwelt müssen wir die Schärfe des Netzhautbildes betrachten.

Das physikalische Ideal eines Bildes ist erreicht, wenn das von einem Punkt ausgehende Licht wieder zur punktförmigen Vereinigung gebracht wird, wenn also die Größe der Zerstreuungskreise = 0 wird.

Physiologisch brauchen wir diese Bedingung nicht zu stellen, es wird schon ein Bild als ideal angesehen werden dürfen, bei dem die Zerstreuungskreise nicht größer sind, als ein Element der rezipierenden Schicht des Auges.

Ja als ein, den gegebenen Umständen nach vollkommen hinreichendes Bild muss schon ein solches betrachtet werden, dessen Zerstreuungskreise kleiner sind, als der Bezirk der Netzhaut, welcher von einer einzelnen Opticusfaser versorgt sind.

Ungenauigkeiten des Bildes im Auge können auf mehrfache Art zu stande kommen.

Es kann in erster Linie die Substanz der brechenden Medien nicht vollkommen homogen und durchsichtig sein, so dass das Bild eines einzelnen Lichtpunktes hierdurch verzerrt wird.

Es kann die Wölbung der brechenden Flächen in ein und demselben Meridian verschieden stark sein, wissen wir doch, dass selbst die so vorzügliche gewölbte menschliche Cornea vielerlei Abweichungen von dem normalen Krümmungsverlauf zeigt.

Es kann das bestehen, was wir als Astigmatismus bezeichnen: verschiedene Meridiane der brechenden Medien können verschieden stark gewölbt sein, so dass nirgends ein punktförmiges Bild eines Lichtpunktes entstehen kann.

Endlich kann die Brechkraft des optischen Systems in einem bestimmten Augenblick zu groß oder zu klein für das betreffende Auge sein, so dass das, als ideal scharf angenommene Bild vor oder hinter der rezipierenden Schicht entsteht, diese selbst aber nur von Zerstreuungskreisen getroffen wird, wir haben es dann mit kurzsichtigen oder übersichtigen Augen zu thun.

Inwieweit diese einzelnen Möglichkeiten realisirt sind ist Gegenstand des speciellen Teils dieses Kapitels.

Die Größe des Netzhautbildes.

§ 69. Die lineare Größe des Netzhautbildes ist in hohem Grade maßgebend für die Funktionstüchtigkeit eines Sehorgans. Da mit der absoluten Größe eines Auges die Größe des Netzhautbildes sehr rasch steigt, indem das Bild dem Quadrat der Brennweite proportional ist, sind große Augen in dieser Hinsicht sehr im Vorteil gegenüber kleinen. Nur durch eine feinere Ausnutzung der Netzhautfläche durch dünnere Sinneselemente könnte dieser Nachteil der Kleinheit wett gemacht werden, eine Methode, die in der keineswegs unbegrenzten Verkleinerungsfähigkeit der Sehelemente sehr bald ihre Grenze erreicht.

Die folgende Tabelle der absoluten Bildgrößen für gleiche Winkelgröße bei den verschiedenen Augen zeigt die gewaltigen Unterschiede, die hier vorkommen.

Die Bildgrößen sind für einen Winkel von 34,5′ berechnet, d. h. es ist der Winkel gewählt, unter dem bei 1 m Abstand vom Auge eine Kreisscheibe bei einem Durchmesser von 1 cm erscheinen würde.

Als Brennweite ist, zum Zweck der Vergleichung der verschiedenen Augen, die Strecke zwischen dem Mittelpunkt des Linsensystems und der Mitte der Schicht der rezipierenden Netzhautelemente definiert.

Es ist das natürlich nur ein Näherungswert, aber solange nicht experimentell bestimmte bessere Werte vorliegen, leistet er bei der Vergleichung gute Dienste.

Die »Flächenverkleinerung« giebt an, um wieviel kleiner das Bild eines Gegenstandes, der unter 34,5′ Winkel erscheint, gegenüber dem Gegenstande selbst ist, wenn sich der Gegenstand in 1 m Entfernung befindet, also einen wirklichen Durchmesser von 1 cm (bei Kreisform) hat.

Die lineare Verkleinerung stellt nur die Wurzel der Flächenverkleinerung dar.

	Brennweite in mm	Bildgröße in qmm	Flächenverkleinerung 1 m Entfernung	Lineare Verkleinerung 1 m Entfernung
Acilius sulcatus (Stirnauge	0,23	0,000415	19000000	4360
Alciope spec.	0,30	0,000708	11400000	3370
Bathytroctes	0,57	0,00258	3150000	1770
Salticus (Dorsalauge)	0,70	0,00385	2050000	1432
Argyropelecus affinis	1,00	0,00785	1040000	1020
Dissomma	1,29	0,0130	605000	778
Dolichopteryx	1,70	0,0227	347000	588
Gigantura chuni	1,91	0,0282	280000	528
Torpedo spec.	2,23	0,0380	206000	454
Periophthalmus	2,25	0,0396	204000	452
Odontostomus	2,75	0,0591	133000	365
Squatina squatina	3,43	0,0920	85200	292
Cricetomys	3,80	0,113	69400	263
Boa constrictor	4,2	0,138	57100	237
Perameles	4,60	0,166	47300	217
Rana	5,00	0,196	40200	202
Carassius auratus	5,10	0,204	38500	196
Raja batis	5,40	0,228	34500	186
Esox lucius	5,70	0,255	30800	176
Anableps tetrophthalmus { Wasser	5,70	0,255	30800	176
Anableps tetrophthalmus { Luft	5,30	0,221	35600	189
Scyllium canicula	6,67	0,349	22500	150
Aepyprymnus	8,50	0,568	13900	118
Spinax spinax	8,83	0,612	12800	116
Lepus cuniculus	10,10	0,708	11400	112
Nisus	10,40	0,845	9300	96
Carcharias carcharias	10,75	0,900	8720	94
Acanthias acanthias	12,5	1,22	6430	80
Phocaena communis	13,2	1,37	5760	76
Sus scrofa	13,30	1,38	5700	76
Halichoerus gryphus	14,00	1,53	5140	72
Odobaenus rosmarus	14,50	1,65	4760	69

	Brennweite in mm	Bildgröße in qmm	Flächen-verkleinerung 1 m Entfernung	Lineare Verkleinerung 1 m Entfernung
Chelone midas	14,50	1,65	4760	69
Homo	16,20	2,02	3880	62
Chimaera monstrosa . . .	16,25	2,09	3760	61
Otaria jubata	17,3	2,35	3350	58
Delphinapterus leucas . .	18,0	2,55	3080	56
Hyperoodon rostratus . .	18,0	2,55	3080	56
Selache maxima	19,0	2,84	2770	53
Balaena mysticetus . . .	20,0	3,15	2500	50
Macropus rufus	20,7	3,39	2330	48
Lamna cornubica	23,0	4,15	1900	44
Equus bruchelli	25,5	4,87	1620	40
Felis leo	25,5	4,87	1620	40
Bubo spec.	27,0	5,17	1530	39
Struthio camelus . . .	32,0	8,02	978	31
Macrorhinus	34,0	8,67	910	30
Balaenoptera physalus . .	40,0	12,27	640	25

Die beiden extremen Werte der Brennweiten: im Stirnauge von Acilius sulcatus und im Walfischauge sind um das ca. 180fache von einander verschieden, die Bildgrößen dementsprechend um das ca. 30000fache.

Doch auch innerhalb engerer systematischer Gruppen kommen sehr bedeutende Unterschiede vor. So ist die Brennweite des Auges von Cricetomys um das ca. 10fache kleiner, als die des Walauges, d. h. das Bild ist 100mal kleiner. Es müssten also beim Hamster entweder die Endelemente 100mal feiner oder die Nervenfasern auf der Flächeneinheit 100mal zahlreicher sein, wie bei Balaenoptera, um in beiden Augen gleiche Sehschärfe zu erzielen.

Bessere Werte, als sie im vorstehenden durch eine rohe Überschlagsrechnung gewonnen sind, liefert natürlich die direkte Bestimmung der Bildgröße eines Gegenstandes von bekannter Dimension in bekannter Entfernung.

Alexander Schäfer (226) hat solche Messungen ausgeführt, indem sie durch zwei runde drehbare Spiegel von bekannter Distanz zwei Bilder einer Bogenlampe im Auge entwarf und den Abstand beider Bilder auf der Rückseite des Bulbus direkt maß.

Rechnet man ihre Angaben, die nicht alle bei gleicher Entfernung vom Bulbus und gleicher Spiegeldistanz gewonnen sind, derart um, dass die Bildgröße für eine Entfernung von 1 m vom Bulbus und einen Abstand der Spiegel von 1 m (Gegenstandgröße) gilt, so erhält man folgende Zahlen:

Name	Bildgröße in mm	Name	Bildgröße in mm
Cyprinus	1,2	Lepus timidus	7,8
Lucioperca	2,8	Vespertilio	0,4
Salmo	2,4	Erinaceus	2,5
Rana esculenta	3,5	Cavia	3,2
Rana mugiens	5,8	Bos	18,2
Testudo graeca	1,8	Equus	19,2
Anser	4,7	Ovis	13,7
Gallus	5,5	Mus rattus	2,1
Acanthias	4,0	Pithecus	9,1
Syrmium	8,4	Delphinus	7,6
Buteo	9,8	Capra	10,0
Fringilla	2,6	Felis domestica	8,7
Crithacus	2,7	Sus	10,0
Lepus cuniculus	7,2		

Auch hier kommen, obgleich durchaus nicht die extremsten Formen zur Untersuchung kamen, schon lineare Differenzen von 0,4 (Vespertilio) bis 19,2 (Equus) vor, also Unterschiede um das 48fache linear, das 2300fache in der Flächenentwicklung des Bildes.

In der Größe des Netzhautbildes sehen wir einen Faktor, der, unabhängig von den relativen Maßen, die ja mit Vorliebe Gegenstand vergleichender Betrachtung sind, sich als eine einfache Funktion der absoluten Dimension eines Sehorganes erweist. Dass infolgedessen die Sehschärfe gleichfalls abhängig von der absoluten Größe eines Auges ist, wird weiter unten ausführlich auseinandergesetzt werden.

Hier müssen wir noch eine Eigenschaft erörtern, die von einer absoluten Größe im Auge abhängt.

Geht ein Lichtbündel durch einen Spalt oder sonst eine enge Öffnung in einem Schirm, so erleidet er an den Rändern der Blende eine Beugung und es kann ein durch eine Blende entworfenes Bild niemals ganz scharf sein, es liefert stets jeder Lichtpunkt ein Beugungsbildchen.

Die Größe dieses Bildchens ist umgekehrt proportional der absoluten Größe des Durchmessers der Blende.

Unter Berücksichtigung des Brechungsindex des Glaskörpers (bezw. des Emplems), der im Mittel zu 1,4 angenommen werden kann, ergiebt sich für eine Wellenlänge des Lichtes $\lambda = 0{,}00056$ mm als Ausdruck für die Winkelgröße des Beugungsbildchens (φ) der Ausdruck $\varphi = \frac{0{,}84}{h}$, wenn h den Durchmesser der Pupille in mm bedeutet. Der Winkel φ ist in Minuten ausgedrückt (s. Drude).

Die Größe des Beugungsbildchens bezeichnet die physikalische Leistungsgrenze der auflösenden Kraft jedes optischen Apparates, denn damit zwei

Lichtpunkte durch ein Fernrohr, einen photographischen Apparat, oder ein Auge noch getrennt abgebildet werden können, muss ihr Winkelabstand $> \varphi$ sein. Für das menschliche Auge ist, bei stark verengter Pupille ($h = 2$ mm), dieser Winkel $\varphi = 0{,}42'$.

Die physiologisch bestimmte Grenze der trennenden Kraft des Auges liegt bei ca. 1′, d. h. also: der Fehler im menschlichen Netzhautbilde, der durch Beugung am Pupillarrand entsteht, ist so gering, dass er kaum störend auf das Sehen einwirken kann.

In der That ist die absolute Größe des Beugungsbildchens nicht größer als das Außenglied eines Zapfens der Fovea.

Beträgt bei einem Pupillardurchmesser von 1 mm die Größe des Beugungsbildchens noch nicht 1′ und ist es daher funktionell bedeutungslos, so wächst doch dieser Wert mit abnehmender Pupillargröße sehr rasch und erreicht Werte, die die auflösende Kraft mancher Augen ganz außerordentlich gering machen.

Die Größe des Beugungsbildes bei verschiedenen Pupillardurchmessern giebt die folgende Tabelle:

Pupillardurchmesser mm	Beugungsbild Winkelgröße	Pupillardurchmesser mm	Beugungsbild Winkelgröße
0,5	1,68′	0,05	16,8′
0,2	4,20′	0,02	42,0′
0,1	8,4′	0,01	84,0′

Bei Wirbeltieren spielt der Fehler, den die Beugung bedingt, wohl nirgends eine nennenswerte Rolle. Selbst in den winzigen Augen mancher Tiefseefische bleiben die Winkelwerte der Beugungsbilder so gering, dass sie vernachlässigt werden dürfen, z. B. für Argyropelecus affinis (Pupille 0,67 mm) 1,24′. Bei einer Reihe von Wirbellosen wird dagegen der Durchmesser der Blende so gering, dass Beugungsbilder von bedeutender Winkelgröße entstehen, wie die folgende kleine Zusammenstellung lehrt.

Name	Pupillen-Durchmesser in mm	Beugungsbild Winkelgröße
Salticus (Springspinne)	0,34	2,5′
Alciope contrainii	0,272	3,1′
Cloëon dipteron	0,185	4,5′
Epeira diadema	0,13	6,4′
Anabolia	0,086	9,8′
Heptagenia aurantiaca	0,072	11,7′
Lepisma	0,035	23,8′
Machilis	0,03	28,7′
Periplaneta	0,024	34,7′
Macroglossa stellatarum	0,010	84′
Plusia gamma	0,009	93′

Durch die unabwendbaren optischen Nachteile der absolut engen Blende wird den kleinen und kleinsten Augen schon bald eine Grenze für die Möglichkeit der weiteren Unterscheidung von Einzelheiten gesetzt, die größere Augen ohne weiteres überschreiten können.

Die Helligkeit der Bilder.

§ 70. Von ganz anderen Faktoren als der absoluten Größe eines Auges hängt die Helligkeit des Bildes ab.

Die geometrische Optik zeigt, dass die Helligkeit durch folgende Formel darstellbar ist: $H = i \cdot \sin^2 \varphi \cdot \frac{n'^2}{n^2}$.

Hierin bedeutet i die Lichtintensität, n und n' Brechungsindices, und zwar n den Brechungsindex des Objektraumes, n' den des Bildraumes, und φ ist ein Winkel, dessen Sinus durch das Verhältnis des Pupillenradius zur Brennweite gegeben ist.

Die Diskussion dieser Formel ergiebt ohne weiteres einige biologisch interessante Thatsachen.

Bei konstanter Lichtintensität (i) und konstantem Winkel φ ist die Helligkeit offenbar proportional dem Ausdruck

$$\frac{n'^2}{n^2}.$$

Der Objektraum, in dem gesehen wird, kann drei verschiedene Indices haben, entsprechend den drei Möglichkeiten, dass in Luft, in Süßwasser und Seewasser gesehen wird. Der Brechungsindex ist

für Luft $n_l = 1,0000$
für Süßwasser $n_s = 1,3335$
für Seewasser $n_m = 1,3393$

Der Brechungsindex des Bildraumes (n'), d. h. des Glaskörperraumes oder des Emplemraumes schwankt, soviel bekannt, in engeren Grenzen. Matthiessen (91a, S. 71) giebt für den Glaskörper folgende Werte:

Rind	$n' = 1,3348$
Hecht	$n' = 1,3350$
Dorsch	$n' = 1,3353$
Hund	$n' = 1,3358$
Pferd	$n' = 1,3361$
Knöllwal	$n' = 1,3360$
Delphin	$n' = 1,3361$
Seiwal	$n' = 1,3363$
Huhn	$n' = 1,3364$
Roche	$n' = 1,3414$.

Man ersieht hieraus ohne weiteres, wie der relativ hohe Brechungsindex des Glaskörpers beim Sehen in Luft ein Faktor ist, der die Helligkeit des Netzhautbildes steigert, dass andererseits, unter sonst gleichen Bedingungen (also auch bei gleicher Lichtintensität!), beim Sehen in Wasser die Helligkeit geringer ist, als beim Sehen in Luft.

Je höher der Brechungsindex des Glaskörpers, um so heller, ceteris paribus, das Bild.

Die geringen Unterschiede der Brechungsindices der Glaskörper sind für das Sehen in demselben Medium ohne Belang. Die Helligkeiten bei einem Brechungsindex von 1,3348 (Rind) und 1,3364 (Huhn), die etwa die Extreme für Lufttiere darstellen, würden nur Helligkeitsunterschiede bedingen, die sich wie 17819 zu 17860 verhalten. Wir können 1,338 als mittleren Brechungsindex für alle Wirbeltieraugen annehmen.

Nennenswerter ist der Einfluss, den ein Übergang von Luft in Seewasser für die Helligkeit des Bildes hat. Bei sonst gleichen Werten sinkt (bei gleicher Lichtintensität) die Helligkeit des Netzhautbildes von 1790 auf 998, also fast auf die Hälfte. Für Süßwasser wäre der entsprechende Wert: 1007.

Am bedeutendsten lässt sich bei gegebener Lichtintensität die Helligkeit variieren durch Veränderung der Pupillenweite, d. h. durch Veränderung des Winkels φ. Unter sonst gleichen Bedingungen entsprechen den verschieden großen Winkeln φ die folgenden Helligkeiten:

$$\varphi = 1^\circ - H = 1{,}00$$
$$\varphi = 2^\circ - H = 3{,}94$$
$$\varphi = 3^\circ - H = 8{,}85$$
$$\varphi = 4^\circ - H = 15{,}7$$
$$\varphi = 5^\circ - H = 24{,}5$$
$$\varphi = 10^\circ - H = 97{,}2$$
$$\varphi = 15^\circ - H = 216$$
$$\varphi = 20^\circ - H = 376$$
$$\varphi = 25^\circ - H = 575$$
$$\varphi = 30^\circ - H = 802$$
$$\varphi = 35^\circ - H = 1060$$
$$\varphi = 40^\circ - H = 1320$$
$$\varphi = 45^\circ - H = 1640.$$

Oder, wenn man dieselbe Thatsache anders ausdrücken will, kann man sagen: Die Helligkeit kann bei Schwankungen der Lichtintensität von 1 bis 1640 konstant erhalten werden, wenn der Winkel φ gleichzeitig von 45° bis 1° variiert.

Zur Bestimmung von φ müsste eigentlich die Pupillenweite gemessen werden, was nur intra vitam bei einer bestimmten Lichtintensität geschehen

könnte, wobei schwer vergleichbare Werte erhalten werden dürften. Es erscheint daher zweckmäßiger, von folgender Überlegung auszugehen: Die Pupille kann zwei extreme Dimensionen erreichen, die eine bei sehr starker, die andere bei sehr schwacher Beleuchtung. Die absoluten Intensitäten, bei denen beide Zustände erreicht werden, sind für die einzelnen Tiere verschieden, sie sind aber biologisch insofern gleich, als sie das Minimum der Beleuchtung darstellen, bei der volle Kontraktion der Iris oder das Maximum, bei dem volle Dilatation stattfindet.

Für das Maximum der Kontraktion liegen einige Beobachtungen vor; für das Minimum kann man sich auch ohne direkte Beobachtuug derart helfen, dass man zahlreiche vergleichbare Werte für diesen Faktor erhält.

Bei sinkender Lichtintensität wird nämlich für alle Augen ein Stadium erreicht, in dem die Pupille annähernd gleich der Größe der Linse ist, in dem also der Pupillarrand gerade den Linsenrand deckt. Dieser Zustand wird auch beim Menschen erreicht. Bei vielen Tieren geht die Dilatation weiter, aber für Verstärkung der Lichtintensität der Bilder — rein physikalisch — hat das Licht, das als Nebenlicht ins Auge dringt, ohne die Linse passiert zu haben, keine Bedeutung. Wir können also, wenn wir die Helligkeiten der Bilder bei Dunkelstellung der Iris vergleichen wollen, ausgehen von dem Wert Linsenradius : Abstand der Pupillarebene von der Retina im Augengrund. Dieser Wert kann als der des Öffnungswinkels betrachtet werden. Sein Zahlenwert, als Bruch ausgedrückt, würde dem in der photographischen Technik üblichen Ausdruck für die Helligkeit, bei der photographiert wird, der Apertur des Systems entsprechen. Die folgende Tabelle giebt die Zahlenwerte der Apertur, die man erhält, wenn man die Brennweite durch den horizontalen Linsenradius dividiert. Als Brennweite ist gerechnet die Strecke von der Mitte der Achse des wirksamen dioptrischen Apparates zur Mitte der rezipierenden Netzhautschicht.

Nur für die Vergleichung der Bildhelligkeit bei schwacher Beleuchtung sind diese Zahlen brauchbar, bei stärkerer Beleuchtung und dementsprechend engerer Pupille ist die Apertur viel geringer. Während sie z. B. für den Menschen bei maximal erweiterter Pupille 1 : 4,5 beträgt, ist ihr Wert bei mittelweiter Pupille nur 1 : 6,5 und sinkt bei maximal verengter Pupille auf 1 : 20. Beim Seehund variiert der Wert von 1 : 3,2 bei erweiterter, zu 1 : 34 bei kontrahierter Pupille, und für Uhu und Strauß sind die Minimalwerte ebenfalls kleiner wie 1 : 25.

Maximale Apertur der Linsenaugen.

Balaenoptera physalus	1 : 5,88
Salticus spec. (Stirnauge)	1 : 5,80
Acilius sulcatus (Larve, Scheitelauge) . .	1 : 5,72
Amphitretus spec.	1 : 5,20

Homo sapiens	1 : 4,50
Bubo spec.	1 : 4,30
Struthio camelus	1 : 4,05
Tinnunculus elegans	1 : 3,57
Macrorhinus leoninus	1 : 3,45
Odobaenus rosmarus	1 : 3,28
Phoca vitulina	1 : 3,20
Phocaena communis	1 : 3,15
Felis leo	1 : 3,14
Bathytroctes proroscopus (Fovea lateralis)	1 : 3,00
Gigantura chuni	1 : 2,98
Phoca barbata	1 : 2,90
Equus bruchelli chapmanni	1 : 2,81
Mustelus laevis	1 : 2,81
Otaria jubata	1 : 2,73
Carcharias carcharias	1 : 2,70
Raja batis	1 : 2,70
Anableps tetrophthalmus (Luftauge)	1 : 2,57
Acanthias acanthias	1 : 2,55
Cranchiade n. gen. n. spec. (CHUN)	1 : 2,51
Dissomma anale (Erwachsen)	1 : 2,41
Delphinapterus leucas	1 : 2,40
Selache maxima	1 : 2,38
Argyropelecus affinis	1 : 2,38
Macropus rufus	1 : 2,37
Chimaera monstrosa	1 : 2,31
Acilius sulcatus (Larve, Bauchauge)	1 : 2,27
Squatina squatina	1 : 2,27
Lamna cornubica	1 : 2,25
Aepyprymnus rufescens	1 : 2,24
Odontostomus hyalinus	1 : 2,22
Dissomma anale (0,7 cm lang)	1 : 2,21
Spinax spinax	1 : 2,18
Balaena mysticetus	1 : 2,18
Hyperoodon rostratus	1 : 2,12
Halichoerus gryphus	1 : 2,08
Dolichopteryx spec.	1 : 2,03
Anableps tetrophthalmus (Wasserauge)	1 : 2,00
Bathytroctes proroscopus (Augengrund)	1 : 2,00
Scyllium canicula	1 : 2,00
Torpedo spec.	1 : 2,00
Dissomma anale (2,1 cm lang)	1 : 1,93

Cricetomys spec.	1 : 1,85
Periophthalmus kolreuteri	1 : 1,82
Perameles spec.	1 : 1,77
Epeira spec.	1 : 1;70
Cyclothone spec.	1 : 1,48.

Besser als die Angabe der Apertur zeigt die folgende Zusammenstellung die Helligkeitsunterschiede der verschiedenen Augen. Sie giebt für die Lichtintensität 1, und für einen Wert von $\frac{n'^2}{n^2}$, der für Lufttiere einerseits, Wassertiere andererseits als konstant angesetzt ist, die Helligkeit des Netzhautbildes in willkürlicher Einheit.

Unterschiede um mehr als das 22fache, wie die Tabelle sie zeigt, lassen erkennen, in wie weiten Grenzen bei gleicher äußerer Beleuchtung die Netzhautbilder der verschiedenen Tiere verschieden hell sein können.

Name	Helligkeit der Netzhautbilder	Name	Helligkeit der Netzhautbilder
Acilius (Stirnauge)	31	Bubo	120
Bathytheutis	51	Chimaera	142
Amphitretus	51	Delphinapterus	142
Balaenoptera	51	Halichoerus	142
Raja batis	67	Tinnunculus	154
Mustelus laevis	76	Equus bruchelli	175
Odobaenus	76	Felis leo	175
Phoca vitulina	76	Spinax spinax	179
Macrorhinus	76	Hyperoodon	179
Homo	77	Felis tigris	208
Salticus	77	Torpedo	212
Acilius (Bauchauge)	86	Equus	230
Carcharias	96	Epeira	295
Selache maxima	96	Dissomma	312
Scyllium canicula	107	Macropus	322
Otaria jubata	107	Aepyprymnus	322
Alciope	117	Odontostomus	395
Acanthias	117	Bathytroctes	395
Balaena	117	Dolichopteryx	395
Gigantura	117	Cricetomys	405
Lamna cornubica	117		

Die Tabelle giebt die Tiere nach der Helligkeit der Bilder geordnet, und man ersieht deutlich, dass weder absolute Größe noch systematische Stellung maßgebend dafür sind, wie hell in einem bestimmten Auge das Bild ist. Der Wert 117 für die Bildhelligkeit wird z. B. erreicht von dem kleinen Wurm Alciope und vom Grönlandswal, von einem Tiefsee-Teleostier (Gigantura) und von zwei Selachiern, die von sehr verschiedener Größe sind (Acanthias und Lamna).

Das wesentliche Moment, wenn es auch nicht allein maßgebend ist, stellen die natürlichen Beleuchtungsbedingungen der Tiere dar: ein Dunkeltier hat im allgemeinen bei gleicher Beleuchtungsintensität ein helleres Netzhautbild, als ein Helltier. So treffen wir z. B. die Tiefsee-Teleostier vorwiegend am Ende der Reihe (Odontostomus, Dolichopteryx, Bathytroctes), ebenso den nächtlichen Hamster.

Alle Angaben über die dioptrischen Einrichtungen, die bisher gemacht wurden, beziehen sich auf centrale Strahlenbündel. Die weit überwiegende Bedeutung, die derartige Strahlen, die nur geringe Winkel mit der optischen Achse einschließen, für die physiologische Optik des menschlichen Auges haben, enthebt uns bei vergleichendem Vorgehen nicht der Notwendigkeit, einen Blick auf die Verwertung jener Strahlen zu werfen, die unter großen Winkeln mit der Achse die optischen Medien treffen.

Die Lehre von der Periskopie der Linse, wie die Eigenschaft genannt wird, die bestimmte Linsen befähigt, nicht nur central einfallende Strahlen zu Bildpunkten zu vereinigen, ist mehrfach Gegenstand mathematischer Betrachtung gewesen.

Von einer großen Zahl von Linsen wird zu optischen Leistungen nur ein kleiner Teil benutzt, der direkt die Achse umgiebt, andere Linsen wieder müssen auch Strahlen sammeln können, die unter erheblichem Winkel gegen die Achse einfallen.

Fick (41) betonte, dass durch die Lage und Krümmung der Linsenflächen des menschlichen Auges schon recht günstige Bedingungen für die »Periskopie« des Auges geschaffen werden, viel besser aber scheinen in dieser Hinsicht die Fische gestellt zu sein, bei denen nach Matthiessen (48) selbst Strahlen, die unter einem Winkel von 45° gegen die Achse geneigt einfallen, zu Bildern in der Netzhautebene vereinigt werden, die also in hohem Maße aplanatisch sind. Wenn er allerdings hieran den Satz knüpft, dass eine nicht ganz vollkommen aplanatische Linse für die Fische dasselbe bedeuten müsste, wie Blindheit, so liegt darin eine erhebliche Überschätzung der Bedeutung des dioptrischen Apparates für gutes Sehen.

Die dioptrischen Apparate der Wirbeltiere.

A. Die Cornea.

§ 71. Die Bedeutung der Cornea als lichtbrechendes Medium ist bei den verschiedenen Wirbeltieren eine ungemein wechselnde.

Während sie im allgemeinen das erste brechende Medium ist, das der Lichtstrahl bei seinem Gang durch das Auge zu passieren hat, ist bei den Ophidiern die sog. »Brille« noch der Hornhaut vorgesetzt, d. h. die verwachsenen durchsichtigen Lider sind wie ein Brillenglas vor dem Auge angebracht (s. Fig. 151).

Die brechende Kraft der Hornhaut beruht auf der Stärke der Krümmung ihrer Vorderfläche und ist, wie jede Brechung, die auf dem Prinzip der sphärischen Fläche beruht, in ihrem Maß wesentlich abhängig von dem Unterschied des Brechungsvermögens der Hornhautsubstanz und des Mediums, das der Lichtstrahl bereits passiert hat, sie ist also unvergleichlich viel größer für Tiere, die durch die Luft sehen, als für solche, die durch Wasser sehen.

Das Brechungsvermögen der Hornhautsubstanz zeigt in der Wirbeltierreihe nur geringe Unterschiede, es beträgt nach Matthiessen beim

Barsch	1,3815
Dorsch	1,3770
Eule	1,3777
Huhn	1,3676
Pferd	1,3786
Mensch	1,3771
Schnäpel	1,3805.
Finwal	1,3834

Der Brechungsindex des Süßwassers ist 1,3335, der des Seewassers bei 2% Salzgehalt 1,3393.

Bei Süßwassertieren wirkt also die Hornhaut wie eine ganz schwache Sammellinse, bei Salzwassertieren wie eine ganz schwache Zerstreuungslinse.

Diese Werte der Hornhautbrechung im Wasser sind aber so gering, dass sie überhaupt vernachlässigt werden können, denn die hintere Brennweite beträgt unter den angegebenen Bedingungen z. B. bei Phocaena 6800 mm (Matthiessen), d. h. über 331 mal so viel als die ganze Augenachse lang ist.

Als Teil des dioptrischen Apparates kommt die Cornea also bei Wassertieren gar nicht in Betracht.

Bei den Landtieren ist der Anteil, den die Hornhautbrechung an der Leistung des gesamten dioptrischen Apparates nimmt, in den einzelnen Ordnungen recht verschieden.

Wie aus den folgenden Daten hervorgeht, nimmt die Bedeutung der Hornhautbrechung im Verhältnis zur Brechung der Linse bei den höheren Wirbeltieren zu, und auch innerhalb der Säugetiere sind es gerade die hochdifferenzierten Formen der Primaten, bei denen die Hornhautbrechung stärker wird als jene der Linse und so unter allen Wirbeltieren die höchste Bedeutung für die Entstehung des Bildes gewinnt, ist doch beim Menschen die brechende Kraft der Cornea 1,6 mal so groß, wie jene der Linse. Nur die Vögel, jedenfalls die scharfsichtigen Räuber unter ihnen, haben noch höhere Werte: beim Turmfalken ist die Hornhautbrechung 1,7 mal stärker wie die der Linse, beim Seeadler gar 1,94 mal.

Die folgende Tabelle giebt einen Überblick über diese relative Zunahme der Hornhautbrechung. φ und φ_1 bedeuten die Brennweiten.

Verhältnis der Brechkraft des Hornhaut- und Linsensystems nach MATTHIESSEN[1].

Auge	Hornhautsystem φ mm	Linsensystem φ_1 mm	$\varphi_1 : \varphi$
Blauwal über Wasser	544.5	40.5	0.07
Karpfen »	38.1	6.5	0.17
Hecht »	48.0	9.5	0.20
Wels »	23.1	5.6	0.24
Delphin »	67.5	14.0	0.21
Roche »	75.1	18.4	0.24
Löwe	59.6	35.7	0.60
Elch	61.6	39.7	0.64
Schaf	51.6	34.3	0.66
Maultier	71.5	55.0	0.77
Katze	27.7	21.9	0.79
Pferd	75.8	64.4	0.85
Rabe	25.8	36.7	1.42
Meerkatze	27.1	41.9	1.56
Mensch	31.2	49.2	1.58
Turmfalke	22.1	37.2	1.70
Seeadler	34.8	67.6	1.94

Die Brechkraft der Cornea ist eine einfache Funktion ihres Brechungsindex und ihrer Krümmung, also eines absoluten Maßes, unabhängig von den Dimensionen des Bulbus, dem sie angehört. Vom morphologischen Standpunkte aus ist es aber interessant, zu vergleichen, wie stark die Wölbung der einzelnen Hornhäute wäre, wenn man sie auf ein Idealauge von bestimmter Dimension gesetzt denkt.

Für die funktionelle Betrachtung ist diese Vergleichung natürlich ohne Wert.

Eine Anschauung dieses Verhältnisses kann man gewinnen, wenn man den Hornhautdurchmesser als gegeben annimmt und die Höhen der einzelnen Corneae im Verhältnis zu dieser Dimension berechnet. Aus einer solchen Darstellung geht hervor, dass z. B. die Hornhäute der Fische nicht immer flach zu sein brauchen (cf. Gigantura), und dass sich innerhalb derselben Klasse (Mammalia) alle möglichen Fälle von sehr starker bis zu ganz flacher Krümmung finden.

[1] Es sind nicht alle Tiere aufgezählt, die MATTHIESSEN nennt, und die Reihenfolge ist verändert.

Die Angabe einer bestimmten Brennweite einer sphärischen Fläche ist nur möglich, wenn die Krümmung der brechenden Flächen überall dieselbe ist. Im strengen Sinne ist dies bei keiner Cornea irgend eines Tieres der Fall, selbst die Hornhäute der Primaten, die recht scharfe Bilder zu entwerfen im stande sind, sind nicht überall gleichmäßig gekrümmt, ja es handelt sich nicht einmal nur um stetige Veränderungen der Krümmung in bestimmten Meridianen, sondern um ganz regellose kleine Abweichungen von der sphärischen Fläche, die direkt optische Fehler darstellen.

In der Nähe des Hornhautscheitels sind diese Unregelmäßigkeiten so gering, dass sie praktisch vernachlässigt werden können, und auf diese Partien beziehen sich die gemachten Angaben.

Unregelmäßige Verzerrungen des Bildes, wie sie durch Abweichungen von der sphärischen Fläche zu stande kommen, würden, sobald sie irgend erhebliche Werte erreichen, das Sehen in höchstem Maße stören, und so bleiben denn auch diese Fehler bei Lufttieren überall innerhalb enger Grenzen, so dass sie ohne Bedeutung sind.

Anders bei Wassertieren, bei denen die Notwendigkeit einer optisch möglichst vollkommenen Ausgestaltung der Cornea, wie erwähnt, nicht besteht.

Zwar haben die stationären Wassertiere weder durchgängig sehr flache, fast platte Hornhäute, wie vielfach behauptet worden ist (PLATEAU), noch sind dieselben alle mit Facetten oder dergl. optisch unbrauchbaren Stellen versehen.

Die Werte der brechenden Kräfte für Hornhäute von Wassertieren können ganz erheblich sein, z. B. beträgt die Brennweite der Cornea des Karpfen für Luft 38,0 mm, also nicht sehr viel mehr als jene der Katze (31,7), und die starke Wölbung der Hornhäute, die z. B. bei manchen Tiefseefischen beobachtet wird (Argyropelecus, Gigantura, nach BRAUER), lässt mit Sicherheit erkennen, dass diese brechende Kraft in der Luft nicht geringer sein würde, als bei irgend einem Lufttier, aber diese Fähigkeit kommt biologisch gar nicht in Betracht.

Andererseits kennen wir auch Hornhäute bei Wassertieren, die zu optischen Funktionen absolut ungeeignet erscheinen. Bei einigen Spariden (z. B. Sargus, Chrysophrys, Pagellus u. s. w.) findet man oft Vorwölbungen, die der Form nach als Ceratoconus bezeichnet werden können, obgleich sie natürlich nichts mit dem gleichnamigen pathologischen Befunde am menschlichen Auge zu thun haben. Auch facettenartige Abflachungen trifft man hier häufig, die sogar so stark sein können, dass man ophthalmoskopisch zwei stark verzerrte Bilder des Augenhintergrundes sieht, was für den Fisch, wenn er in Luft sehen müsste, eine monokuläre Diplopie bedeuten würde (BEER 115).

Für nicht stationäre Wassertiere sind optische Fehler der Hornhaut natürlich in dem Maße schädlich, als die Zeit ihres Aufenthaltes außerhalb des Wassers wächst.

Sind Unregelmäßigkeiten der Hornhautkrümmung unter allen Umständen für das Sehen in Luft nachteilig, so gilt das nicht ohne weiteres von gesetzmäßigen Verschiedenheiten der Brechkraft in verschiedenen Richtungen, von der Refraktionsanomalie also, die man als Astigmatismus bezeichnet.

Überall, wo ein nennenswerter Unterschied zwischen der Länge des horizontalen und vertikalen Corneadurchmessers besteht, ist Astigmatismus vorhanden. Die geringen Differenzen dieser beiden Maße beim Menschen bedingen nur einen äußerst geringen »physiologischen« Astigmatismus.

Der Unterschied im Brechungsvermögen des horizontalen und vertikalen Meridians muss aber bei vielen Tieren sehr erheblich sein, wie aus der folgenden kleinen Tabelle hervorgeht.

	Horizontal in mm	Vertical in mm	Horiz. : Vertik.
Troglodytes	11,0	10,5	1 : 1,048
Elephas	20,0	19,0	1 : 1,053
Lepus timidus . . .	13,0	12,0	1 : 1,083
Cervus capreolus . .	16,0	14,0	1 : 1,143
Bos	29,0	22,5	1 : 1,244
Equus	32,0	24,0	1 : 1,333

Der Astigmatismus ist bei den Affen nur gering. Bei Dasypus, Petrogale, Macropus und anderen fehlen überhaupt messbare Unterschiede im horizontalen und vertikalen Corneadurchmesser, bei den Artiodactylen und Perrissodactylen erreicht die Abweichung sehr bedeutende Werte.

Auch in bezug auf diese Eigenschaft der Cornea sind die Wassertiere nicht an die Grenzen gebunden, die den Landtieren dadurch gesteckt werden, dass ein zu starker Astigmatismus durch Entstellung der Bilder mehr schaden kann, als er in bezug auf Wahrnehmung von Bewegungen zu nützen im stande ist. Der stärkste Astigmatismus bei Säugetieren ist bei den Walen zu finden. Bei Balaenoptera musculus beträgt das Verhältnis des vertikalen zum horizontalen Hornhautdurchmesser 1 : 1,4, und nach Untersuchungen am frisch getöteten Tier entsprechen die bedeutenden Maßunterschiede, die auch die anderen Wale zeigen, bei den Finwalen einem Astigmatismus von 3,90 D (B. musculus) bis 4,46 D (Seiwal B. physalus) (Matthiessen 1893). Nicht minder groß ist die Excentricität der Hornhaut bei vielen Teleostiern und namentlich Selachiern. Bei den Rochen ist das Verhältnis des Vertikaldurchmessers zum Horizontaldurchmesser etwa 1 : 1.5.

Die Messung des Corneadurchmessers in verschiedenen Meridianen gestattet nur eine rohe Orientierung über das Vorhandensein oder Fehlen von Astigmatismus. So ist Phoca vitulina, trotzdem die Hornhaut nicht von der Kreisgestalt abweicht, in Luft doch astigmatisch (Johnson, Beer), wenn auch nicht so hochgradig, wie die stationären Wassersäugetiere.

§ 72. Bestand für die bisher erörterten Eigenschaften der Cornea: Krümmungsmaß und Astigmasie, ein wesentlicher Unterschied zwischen Land- und Wassertieren, so kommt eine andere Leistung der Hornhaut für alle Wirbeltiere gleichmäßig in Betracht: Die Größe und zwar vor allem die relative Größe in Beziehung auf den Bulbus.

Durch die Cornea gelangt ja das Licht ins Auge, und von ihrer Größe hängt es wesentlich ab, wie lichtstark das Bild des einzelnen Auges wird. Wir werden also erwarten, dass Tiere, die genötigt sind bei schwacher Beleuchtung zu sehen, relativ große Hornhäute haben, während typische Helltiere mit kleinen Hornhäuten auskommen können. Unter die erste Kategorie fallen außer den Dämmerungs- und Nachttieren vor allem die Wassertiere, während die Vögel als typische Helltiere in die zweite Gruppe gehören, mit Ausnahme der wenigen Nachtvögel.

Die umstehende Tabelle mag zunächst einen Überblick über die thatsächlichen Verhältnisse geben.

Eine Durchsicht dieser Tabelle zeigt deutlich, dass die Beziehungen der relativen Hornhautgröße nicht so einfach sind, dass offenbar noch andere Momente bestimmend mitwirken, nicht nur die Intensität des Lichtes, bei dem gesehen werden soll. Zwar finden wir unter den Formen mit besonders großen Hornhäuten die Fische und bei den Säugetieren Formen wie Hamster und Ratte, die nächtliche Tiere sind, und den Fischotter als periodisches Wassersäugetier, auch unter den Vögeln haben die nächtlichen Formen Bubo und Spectito die größten Hornhäute, aber andererseits stehen die Wassersäugetiere ganz am Ende der Säugetierreihe, sie haben die relativ kleinsten Hornhäute, die wir überhaupt bei Mammalien finden. Auch der nächtliche Luchs hat keine besonders große Cornea, sie ist relativ sogar etwas kleiner als die des Aguti, und bei den Reptilien hat auch eine Wasserform, Chelone midas, die kleinste Cornea.

Es treten bei genauerer Durchsicht der Tabelle noch zwei Momente hervor: Zunächst spielt offenbar die absolute Größe der Augen eine Rolle. Ordnet man die Augen nach der Länge ihrer Durchmesser, so überwiegen bei den absolut kleinen Augen die relativ großen Hornhäute, bei den großen Augen sind umgekehrt die Hornhäute relativ kleiner. Am deutlichsten tritt das bei den Säugetieren hervor. Hornhäute, die zum Bulbusdurchmesser sich verhalten wie 1:1,5 oder noch kleiner sind, kommen nur bei Säugetieren vor, deren Bulbi mindestens 27 mm lang sind, meist aber noch

Auge		Bulbus-durchmesser B mm	Cornea-durchmesser C mm	$C:B$
Teleostier	Periophthalmus	4,0	3,8	1,05
	Esox	13,0	11,0	1,18
	Leuciscus	10,3	8,0	1,28
	Carassius auratus	5,2	4,0	1,31
Amphibien	Rana horizontal	7,4	5,4	1,37
	Rana vertikal	7,5	6,0	1,25
Reptilien	Tropidonotus	7,0	6,0	1,15
	Boa	6,5	5,0	1,30
	Lacerta	—	—	2,00
	Chelone midas horizontal	24,0	9,0	2,66
	Chelone midas vertikal	25,0	7,0	3,57
	Chamaeleo	8,5	2,5	3,50
Aves	Bubo	37,0	21,5	1,72
	Spectito	18,0	10,0	1,80
	Struthio	46,0	24,0	1,92
	Dicholophus	27,5	13,0	2,12
	Tinnunculus	15,0	7,0	2,14
	Nisus	18,0	8,0	2,27
Mammalia	Crycetomys	6,4	6,3	1,02
	Perameles	8,4	7,5	1,07
	Mus decumanus	—	—	1,07
	Aepyprymnus rufescens	12,5	10,75	1,16
	Lutra vulgaris	11,5	9,5	1,21
	Lepus cuniculus	17,0	13,0	1,30
	Gulo borealis	12,0	9,0	1,33
	Petrogale penicillata	18,0	13,5	1,33
	Dasyprocta	16,5	12,0	1,38
	Felis lynx	31,0	22,0	1,40
	Cavia cobaya	—	—	1,43
	Sus	—	—	1,48
	Equus caballus horizontal	46,5	32	1,45
	Equus caballus vertikal	46,5	24	1,93
	Capra horizontal	—	—	1,56
	Capra vertikal	—	—	1,82
	Macrorhinus leoninus	63,3	43,0	1,49
	Odobaenus rosmarus	29,5	18,6	1,59
	Phocaena communis	27,0	16,2	1,67
	Hyperoodon rostratus	74,0	31,0	2,39
	Balaenoptera physalus	120,0	39,0	3,87

viel größer: 46, 63, 79 mm. Umgekehrt kommen Proportionen, die unter 1:1,1 liegen, nur bei Formen vor, deren Augen kleiner als 10 mm im Durchmesser sind. Auch bei den Reptilien ist eine der kleinsten Hornhäute, die von Chelone midas, bei dem absolut größten hier aufgeführten Auge zu finden, bei den Fischen tritt die Beziehung nicht deutlich hervor.

Die Bedeutung dieser Thatsache ist leicht verständlich. Die Menge des Lichtes, das durch die Cornea ins Auge tritt, wächst ja mit dem Quadrat des Hornhautdurchmessers. Die Verringerung der absoluten Lichtmenge, die ein kleines Auge erhält, ist dem Quadrat, nicht der linearen Ausdehnung seines Hornhautdurchmessers proportional, es ist also auch nicht zu erwarten, dass Tiere sehr verschiedener Größe, die unter genau gleichen Beleuchtungsbedingungen leben, relativ gleich große Hornhäute haben. Die beiden Extreme, sowohl was absolute wie relative Dimensionen der Cornea anlangt, bilden unter den Säugetieren der Hamster und der Finwal. Die Cornea des letzteren hat einen Durchmesser, der den des Hamsters um das ca. 6,2fache übertrifft, die Fläche ist dementsprechend ca. 38mal größer, beim Hamster 31 qmm, beim Finwal 1194 qmm. Trotz der relativ so kleinen Cornea erhält also der Finwal doch bei gleicher Beleuchtungsintensität 38mal so viel Licht ins Auge, wie der Hamster.

Die Bedeutung der absoluten Größe als Faktor für die Gestaltung der Cornea tritt nur deutlich hervor, wenn die untersuchten Tiere derselben Klasse angehören, und damit kommen wir auf den zweiten Punkt, den die Tabelle lehrt: Die Bedeutung der relativen Hornhautgröße ist nicht in allen Wirbeltierklassen dieselbe, es tritt ein specifisches Moment hervor, das wohl von der Höhe der Erregbarkeit der Netzhautelemente abhängt, und jedenfalls an die systematische Stellung der betreffenden Tiere gebunden ist.

Vergleichen wir z. B. Säugetieraugen und Vogelaugen von derselben Größe, so haben die Vögel meist viel kleinere Hornhäute, z. B. bei Dasyprocta, Lepus cuniculus und Petrogale betragen die Bulbusdurchmesser bezw. 16,5, 17,0 und 18,0 mm, das Verhältnis der Cornea zum Bulbus ist bezw. 1,38, 1,30 und 1,33, also ziemlich nahe übereinstimmend: Nehmen wir zum Vergleich Tinnunculus, Spectito und Nisus, deren Bulbusdurchmesser 15, 18, 18 mm betragen, so sind die Proportionen hier 2,14, 1,80 und 2,27. Die Fläche des Grundkreises der Hornhaut beträgt im Mittel bei den genannten Säugetieren: 129 qmm, bei den Vögeln: 54 qmm, also bei den Vögeln ca. 2,4mal weniger.

§ 73. Für die Leistungen der Cornea als brechende Kugelfläche scheint die Dicke und die Form der inneren, vitralen Oberfläche ziemlich gleichgültig zu sein, da das Kammerwasser fast den gleichen Brechungsindex hat, wie die Cornea selbst.

Die Unterschiede im Brechungsindex des Kammerwassers sind noch wesentlich geringer, wie jene im Brechungsvermögen der Cornea; der Größenordnung nach sind sie etwa um das zehnfache geringer, denn während die Unterschiede der Brechungsindices der Cornea in der zweiten Decimale liegen (1,3 . .), liegen sie für das Kammerwasser erst in der dritten (1,33 . .).

Die beobachteten Extreme sind wohl 1,3351 für den Hecht und 1,3380 für Huhn und Rochen.

Immerhin scheint das Kammerwasser konstant einen etwas geringeren Brechungsindex zu haben, wie die Hornhautsubstanz, so dass an der konkaven hinteren Hornhautfläche eine ganz schwache Dispersion erfolgt, die aber praktisch vernachlässigt werden kann.

Wir werden also besondere Arten der Dickenentwicklung der Hornhaut nicht als durch optische Momente bedingt ansehen dürfen.

Wir haben bisher überhaupt die Hornhaut nur so betrachtet, als stünden alle ihre Eigentümlichkeiten in causaler Beziehung zu ihrer optischen Funktion. Die Betrachtungsweise allein kann keine befriedigende Übersicht über die Gestaltungsverhältnisse der Cornea gewähren, denn es wirken noch andere Faktoren gestaltend auf diesen Teil des dioptrischen Apparates ein, jedenfalls für alle jene zahlreichen Wirbeltiere, die im Wasser leben. Es sind in erster Linie mechanische, specieller gesagt hydrostatische Bedingungen, die hier in Frage kommen.

Auf dem Auge, das im Wasser ist, lastet der Druck der darüber befindlichen Wassersäule. Natürlich kommt er thatsächlich für Formen, die dauernd in einer bestimmten Tiefe leben, nicht in Betracht, da ihm ein gleichstarker Druck im Inneren des Tieres die Wage hält. Wechselt aber der Druck von außen, so kann wohl ein Überdruck auf einer Seite entstehen, den das Auge ohne Deformation aushalten muss. Wesentlich ist wohl aber die Bedeutung, die dem Druck zukommt, der dadurch entsteht, dass beim Schwimmen der Widerstand des Wassers überwunden werden muss. Wir würden dann Unterschiede in der mechanischen Struktur der Cornea weniger bei Flachwasser- und Tiefseefischen, als bei rasch und langsam schwimmenden Formen erwarten.

Die einfachste Verstärkung ist in einer Dickenzunahme gegeben, die wir dementsprechend auch vielfach finden. Eine solche erfolgt aber nie in der ganzen Ausdehnung der Hornhaut gleichmäßig, das wäre auch bautechnisch unrationell. Die Bautechnik lehrt, dass man, um ein Gewölbe zu verstärken, nur die Widerlager stärker zu machen braucht, nicht den Gewölbescheitel, und dementsprechend treten solche mechanisch wirksamen Hornhautverdickungen nur als Randverdickungen auf, während der Scheitel dünn bleibt.

So haben wir bei vielen Selachiern und Teleostiern die Randpartien der Cornea um das vier- bis fünffache dicker entwickelt gefunden als den Scheitel (Berger 1883), und noch bedeutender sind die Unterschiede bei Zahnwalen. Bei Phocaena beträgt die Randdicke das vierfache der Scheiteldicke, bei Hyperooden ca. das fünffache, bei Delphinapterus das siebenfache. Hier darf man die Unterschiede sowohl auf die raschen Änderungen des hydrostatischen Druckes beim Tauchen, wie auf den hohen

Wasserwiderstand beim Schwimmen beziehen. Gering kann dieser letztere nicht sein, wenn man bedenkt, dass die Delphine um ein Schiff, das in voller Fahrt (15—18 Knoten) läuft, herumspielen, es also immer wieder überholen.

Bei den Bartenwalen ist die Randverdickung relativ nicht so sehr von Bedeutung, sie beträgt nur ca. 2,5 der Scheiteldicke.

Den Einfluss des häufigen Tauchens auf den Grund des Littorals dürfen wir wohl als die Ursache der starken Randverdickung (1 : 3,5) des Walrosses ansehen, das sich hierin von den übrigen Pinnipediern unterscheidet, die weder tief tauchen, noch nennenswerte Randverdickungen besitzen.

Ein Gewölbe, das starkem Druck Widerstand leisten soll, muss so konstruiert sein, dass die Richtung der Druckkräfte, die es auf sein Widerlager ausübt, die Richtung des Seitenschubes, in die Widerlager hineinfällt, das ist ein allgemein bautechnischer Grundsatz und wir müssen daher ein bestimmtes Verhältnis zwischen der Richtung der Sklera, vor allem des Teiles der Sklera, der sich an die Cornea anschließt, also des Sulcus corneae (Verbindungsteil) und der Stärke der Hornhautkrümmung erwarten, allerdings nur bei Formen, deren Bulbi auf stärkeren Druck konstruiert sind.

Die Form des Gewölbes der Cornea kann sehr verschiedenartig sein, z. B. ist es bei Gigantura sehr steil, so dass der Schub in die Richtung des Sulcus corneae fällt, der, wie ein Teleskoprohr sich fast senkrecht gegen den flachen Augengrund absetzt, so dass seine Richtung nur wenig gegen die Augenachse geneigt ist. Bei den Wassersäugetieren sind die Gewölbe alle flach konstruiert, da hier der Verbindungsteil fast senkrecht zur Achse steht, so dass nur bei einer ganz flach gewölbten Cornea der Seitenschub in die Richtung des Sulcus corneae fallen kann.

Bei Formen, deren Augen keinen Druck auszuhalten haben, können die Richtungen des Sulcus corneae und der Hornhaut natürlich beliebige Winkel bilden, wie dies in der That mehrfach vorkommt, z. B. bei Macropus, Struthio und vielen anderen.

Noch ein, ich möchte sagen technisches Moment ist bei der Beurteilung der Hornhäute zu berücksichtigen: ein Gewölbe ist um so widerstandsfähiger gegen Druck, je geringer seine Spannweite ist. Es wird also von Vorteil für die Erhöhung der Widerstandsfähigkeit sein, wenn eine Hornhaut möglichst klein ist. Dieses Moment wirkt gerade entgegengesetzt, wie das oben besprochene optische, nachdem für Wassertiere eine möglichst große Cornea wegen besserer Ausnützung des im Wasser geschwächten Lichtes von Vorteil wäre, und wir können daher die wirkliche Größe einer Hornhaut als die Resultierende dieser beiden Faktoren, als einen Gleichgewichtszustand zwischen beiden Wirkungen ansehen.

Wenn wir die Wirkung starken Wasserdruckes im Sinne einer Verkleinerung der Cornea in Rechnung ziehen, so werden mehrere Thatsachen über relative Hornhautgröße verständlich, die bei der Diskussion der oben mitgeteilten Tabelle nicht aufgeklärt werden konnten, da sie keine Beziehung zu optischen Momenten hatten. So die relativ auffallend kleine Cornea von Chelone midas und die kleinen Hornhäute der Wassersäugetiere.

Auch in bezug auf diesen Punkt muss die absolute Größe stark in Rechnung gezogen werden, denn die Oberfläche der Cornea, die den Druck auszuhalten hat, wächst proportional der Größe. Dementsprechend hat, bei gleicher Lebensweise, Phocaena, die kleinste Form unter den marinen Zahnwalen, die relativ größte Cornea, während sie bei Delphinapterus und Hyperoodon erheblich kleiner ist. Die relativ so sehr kleine Hornhaut von Balaenoptera physalus ist, absolut betrachtet, doch noch fast die größte, die bei Wirbeltieren vorkommt, und muss dementsprechend einen sehr bedeutenden Druck aushalten.

Noch ein Moment spielt, wenigstens für homöotherme Tiere, die im Wasser leben, eine Rolle bei der Gestaltung der Cornea: die thermischen Bedingungen. Die Gewebe eines Säugetieres können nicht auf jede beliebige Temperatur der Umgebung abgekühlt werden, bei der Kaltblütergewebe noch sehr gut leben könnten, und gerade für die Augenmedien ist es bekannt, dass Abkühlung bei ihnen eine Trübung bewirkt (Kunde 1857, Michel 1899). Durch eine Trübung der Cornea wird aber das ganze Auge funktionsunfähig. Es muss daher die Hornhaut immer auf Körpertemperatur gehalten werden, obgleich sie in steter Berührung mit dem Wasser ist. Da Blutgefäße nicht in die Cornea eindringen können ohne die Funktion zu stören, so muss der Lymphstrom die nötige Wärmezufuhr besorgen. Eine derartige Durchwärmung ist natürlich um so leichter zu erzielen, je kleiner die Cornea ist, und es wirkt also bei den Wassersäugetieren dies Moment in demselben Sinne, wie der Wasserdruck auf Verkleinerung des Hornhautradius.

§ 74. Alle diese Momente wirken auf die Cornea ein, unabhängig von ihrer anatomischen Beschaffenheit, ja sie können, mit Ausnahme der Erörterungen über Wärmewirkung, auch auf andere Tierstämme, als die Wirbeltiere, Anwendung finden.

Die einzige Forderung, die an die physikalische Beschaffenheit der Komponenten der Cornea von funktionellem Standpunkte aus gestellt werden muss, ist die, dass sie durchsichtig sind und eine möglichst homogene Masse darstellen. Das thun bis zu einem ziemlich hohen Grade auch alle hier in Betracht kommenden Gewebe.

Die »Brille« der Ophidier, d. h. die zusammengewachsenen Lider werden durchsichtig, das Epithel ebenso gut wie das Bindegewebe, das Corneaepithel,

die Cornea propria, die Membranae elasticae und das Endothel der Vorderkammer, sie alle, obgleich sie in ihrer physiologisch-chemischen Eigenart viele Verschiedenheiten haben, konvergieren in der physikalischen Eigenschaft der Durchsichtigkeit, in der ein wesentlicher Teil ihrer Funktion besteht.

Die Cornea besteht aus zwei Hauptteilen, die sich sehr verschieden stark an ihrem Aufbau beteiligen und häufig nicht mehr voneinander zu trennen sind; es ist erstens die Fortsetzung der Epidermis und des subepidermalen Bindegewebes, und zweitens die Fortsetzung der Kapsel des Bulbus, der Sklera.

Beide Teile erfahren charakteristische Veränderungen, die in einer veränderten Anordnung der Elemente und in der erwähnten Durchsichtigkeit bestehen.

Das Corneaepithel, der nie fehlende Teil jeder Hornhaut, stellt eine Umwandlung der Epidermis dar, deren Unterschiede gegenüber der umgebenden Epidermis sehr verschieden groß sind. Bei den Cyclostomen bewahrt das Hornhautepithel noch viele Eigenschaften der Epidermis, die sonst verloren gehen. Es fehlen hier nur die sog. »Kolbenzellen« der Fischhaut, während die Schleimzellen im Bereich der Hornhaut zwar spärlicher werden, aber keineswegs ganz fehlen. Beim Ammocoetes ist das Hornhautepithel ebenso dick, wie das allgemeine Deckepithel des Körpers, und erst beim geschlechtsreifen Tier verdünnt es sich erheblich, wobei auch die Schleimzellen an Zahl und Größe abnehmen.

Bei den Teleostiern ist das Hornhautepithel entweder dünn, aus ca. drei bis fünf Schichten bestehend (Lauber 185), deren tiefste kubisch ist (z. B. Hippocampus, Dactylopterus, Blennius, Belone), oder es ist sehr dick, besteht aus vielen Schichten, deren tiefste aus Cylinderzellen besteht (z. B. Cyprinus, Carassius).

Die Leistung des Corneaepithels ist im Wasser darauf beschränkt, eine durchsichtige Decke der brechenden Augenmedien darzustellen, besondere Anforderungen in bezug auf Glätte und Glanz werden nicht gestellt. Bei Tieren, die in der Luft leben, muss dagegen, im Zusammenhang mit der optischen Bedeutung, die Hornhautoberfläche glatt und spiegelnd sein. Nun ist aber gerade in der Luft das Hornhautepithel ständig der Gefahr des Vertrocknens oder Verstaubens ausgesetzt, der eine Schicht plasma- und wasserreicher Zellen ohne weiteres erliegen würde.

Wir finden daher bei allen luftlebigen Tieren die oberen Schichten des Corneaepithels verhornt, so dass sie nicht so viel vom Austrocknen zu leiden haben.

Bei den Fischen giebt es auch Formen, die auf längere oder kürzere Zeit das Wasser verlassen, um z. B. ihrer Beute nachzugehen (Anabas, Periophthalmus, Boleophthalmus?), hier sind also entsprechende Einrich-

tungen zum Schutz gegen das Vertrocknen zu erwarten, und in der That zeigt Periophthalmus kolreuteri die obersten Lagen des ca. fünfschichtigen Epithels verhornt, während die tieferen Lagen aus großen, flüssigkeitsreichen Zellen bestehen.

Bei den höheren Wirbeltierklassen, Amphibien, Reptilien, Vögeln, Säugetieren ist das Hornhautepithel meist sehr gleichförmig gebaut und nur wenige Erscheinungen haben zurzeit vergleichendes Interesse.

So wird bei rudimentären Augen die Cornea im Bau derart vereinfacht, dass sie z. B. bei Proteus angineus sich anatomisch nicht von der übrigen Körperdecke unterscheidet. Bei Typhlops vermicularis, der Wurmschlange, sehen wir einen Zustand persistieren, der sonst nur in frühen Stadien der Entwicklung vorkommt, das Corneaepithel besteht nur aus einer einzigen Schicht flacher Zellen.

Gegenüber der Einförmigkeit, die im allgemeinen herrscht, gewinnt die große Mannigfaltigkeit der Gestaltung besonderes Interesse, die das Hornhautepithel bei den Wassersäugetieren erfährt.

Für die Säugetiere liegen ja die Verhältnisse besonders ungünstig, insofern ihr Hornhautepithel nicht wie das der Fische ohne weiteres die Fähigkeit besitzt, die Berührung mit einer 3—4%igen Kochsalzlösung, wie sie das Seewasser darstellt, ohne tiefe Schädigung auszuhalten.

Eine Reihe später zu besprechender Einrichtungen schützen zwar im allgemeinen vor einer solchen Berührung, aber ganz dürfte sie doch nicht zu vermeiden sein, und so finden wir denn Vorkehrungen, die zweifellos in dem Sinne wirken können, die lebenden Teile des Epithels vor Berührung mit Seewasser zu schützen.

Zunächst ist die Verhornung der oberflächlichen Zellschichten stärker, als man sie sonst zu finden pflegt. Es handelt sich hier nicht um eine bloße Abplattung der Zellen wie beim Menschen, sondern um wirkliche Verhornung (Horn allerdings nicht im chemischen Sinne = Keratin!), bei der die Zellen zu Grunde gehen. Diese verhornte Schicht ist bei Macrorhinus leoninus fast ebenso dick (16 μ), wie die Schichten der lebenden Zellen, die darunter liegen (20 μ), ja bei Otaria jubata übertrifft die verhornte Schicht mit 40 μ sogar die Dicke der lebenden Zelllagen (30 μ).

Weit eigenartiger aber ist das Bild, das unter den Pinnipediern Halichoerus gryphus und Otaria jubata, ferner alle Denticeten und unter den Mysticeten Balaena mysticetus bieten. Es sind hier nämlich die sämtlichen Zellen des Epithels bis zu der tiefsten Schicht hin von verhornten Hüllen umgeben, die sogar die tiefste Zellschicht an der basalen Seite, z. B. bei Halichoerus, in einer Dicke von 2 μ bekleiden. Die Zellen liegen hier also in einem Wabenwerk von verhornter Substanz, das wohl geeignet scheint, sie gegen die Einwirkungen des Seewassers zu schützen.

Vielleicht hat diese Einrichtung auch noch einen anderen Zweck; diese Vermutung wird jedenfalls sehr stark, wenn man die Verhältnisse des Finwals Balaenoptera physalus in Betracht zieht.

Es ist hier nicht wie bei anderen Säugetieren eine Schicht verhornt, die sich mit relativ glatter Kontur gegen das lebende Gewebe absetzt, sondern von der verhornten Schicht aus gehen verhornte Zapfen zwischen den lebenden tiefen Epithelzellen hindurch und verbinden sich, an der Basis kegelförmig verbreitet, mit der Elastica anterior.

Kükenthal hat gezeigt, dass die Epidermis der Wale durch mächtig ausgebildete Epithelzapfen sich gewissermaßen im Unterhautgewebe verankert, um nicht bei der mächtigen Reibung, die sie auszuhalten hat, wenn das Tier schwimmt, abgerissen zu werden. Dasselbe Prinzip kommt hier anscheinend zur Anwendung.

Die verhornte Schicht, die bei Landtieren glatt auf den tieferen lebenden Zellenschichten aufliegt, würde bei rascher Bewegung abgerissen werden, die Hornhautzapfen aber verankern die Hornschicht an der Elastica anterior und halten sie fest. Die Einrichtungen der Pinnipedier und Denticeten können natürlich, neben ihrer Bedeutung als Schutz gegen das Seewasser, auch diese mechanische Bedeutung haben.

§ 75. Das Hornhautepithel sitzt häufig einer Elastica anterior auf, die aber wohl ebenso oft fehlt, ohne dass man einen besonderen funktionellen Grund dafür angeben könnte.

Sie fehlt bei den Cyclostomen, ist dagegen bei Selachiern und Teleostiern meist vorhanden (Lauber 185). Bei Amphibien ist sie nur sehr schwach, bei Vögeln, die eine relativ dünne Elastica posterior haben, ist die E. anterior sehr viel stärker als jene ausgebildet. Bei Säugetieren nimmt ihre Stärke im allgemeinen mit der Hornhautdicke zu, sie fehlt aber nach His bei Pferd, Ziege, Hund und Katze.

Das subepidermale Bindegewebe nimmt nur in den untersten Klassen der Vertebraten am Aufbau der Cornea teil, bei Cyclostomen stellt es eine Schicht von sehr beträchtlicher Dicke dar, die jene der Cornea propria erheblich übertrifft.

Bei den Teleostiern nimmt bei einer Reihe von Formen ebenfalls das subkutane Bindegewebe wesentlichen Anteil an der Bildung der Hornhaut, z. B. bei Belone und Blennius. Die Trennung dieses Teils von der Cornea propria ist sehr verschieden deutlich. Bei Hippocampus verschwindet die Grenze beider Abschnitte im Hornhautscheitel vollständig (185). Bei anderen Teleostiern ist das subkutane Gewebe als Teil der Hornhaut ganz verschwunden (z. B. Cyprinus, Carassius).

In den höheren Wirbeltierklassen findet es sich überhaupt nicht mehr, hier wird vielmehr der ganze bindegewebige Teil der Hornhaut von der

Fortsetzung der Bulbuskapsel, der Sklera, gebildet, d. h. der bindegewebige Teil besteht hier nur aus einer Substantia propria corneae.

Die Bindegewebszüge, aus denen sich die Bulbuskapsel aufbaut, ordnen sich in der Cornea viel regelmäßiger wie in der Sklera. Meist ist der Bau der ersteren ein lamellöser, bei anderen Tieren allerdings auch wieder plexusartig, so biegen z. B. beim Bussard (24) die Lamellen bald nach außen, bald nach innen bogenförmig von ihrem sonst meridionalen Verlauf ab und verflechten sich mit äquatorial verlaufenden Bündeln zu einem dichten Plexus.

Die Kerne der Hornhautzellen sind meist bandförmig abgeplattet, langgestreckt und liegen in den verschiedenen Teilen verschieden dicht, am dichtesten am Rande, in der Mitte fehlen sie oft ganz oder fast ganz.

Zwischen den Hornhautlamellen bleiben enge, kapillare Spalträume, in denen ein äußerst langsamer Lymphstrom cirkuliert. Er hat die Aufgabe, die Durchsichtigkeit und den normalen Flüssigkeitsgehalt herzustellen, von dem die gleichmäßige Wölbung und die Glätte der Oberfläche abhängt, eine Aufgabe, zu deren Erfüllung keine rasche Strömung notwendig ist.

Wieder sind es die Wassersäugetiere, die hierin ganz abweichende Verhältnisse bieten. Da das Wasser ein ca. 27mal höheres Wärmeleitungsvermögen hat als die Luft, so muss der Wärmeverlust von der Corneafläche her bei Wassersäugetieren sehr bedeutend sein, und um eine Unterkühlung zu verhindern, von deren schädlichen Folgen schon oben die Rede war, besteht hier das Bedürfnis nach einem lebhaften Strom körperwarmer Lymphe, die stets für Erhaltung der Temperatur sorgt. Dementsprechend gewinnen die Lymphräume hier eine ganz gewaltige Entwicklung. Am demonstrativsten ist in dieser Hinsicht die Cornea von Halichoerus gryphus, der Kegelrobbe, in der alle drei Typen von cornealen Lymphbahnen vorkommen, die wir bisher überhaupt kennen.

Das erste sind die bekannten engen spaltförmigen Lymphwege, wie sie allgemein verbreitet sind; die zweite Art Lymphbahnen entsteht dadurch, dass die Cornealamellen bogenförmig auseinander weichen und größere Lymphräume von linsenförmigem Querschnitt zwischen sich fassen. Die Breite dieser Räume beträgt 20—30 μ, die Höhe 10 μ. Endlich kann man den dritten Typus als die Weiterbildung des zweiten ansehen, indem hier die Cornealamellen auf weite Strecken auseinander weichen, in diesem Verlauf aber durch Fasern oder Bälkchen gestützt werden müssen, die senkrecht zu den Cornealamellen stehen. Derartige Balkensysteme kommen bei Phoca vitulina vor, bei dem nur dieser Typus entwickelt ist.

Bei den Zahlwalen finden sich nur Lymphbahnen des zweiten Typus, deren Querschnitt aber nicht linsenförmig ist, sondern im allgemeinen rund.

Der Durchmesser dieser Lymphröhren ist recht verschieden, er schwankt z. B. bei Delphinapterus zwischen 30 und 60 μ. Gegen die vitrale Fläche und gegen den Scheitel der Cornea hin werden die Lymphröhren flacher, der Querschnitt fast spaltförmig.

Den Abschluss der Cornea propria bildet vielfach eine Elastica posterior, die bei den Säugetieren dicker ist als die vordere, bei den Vögeln dagegen im allgemeinen dünner, sie kann auch fehlen. Gegen die vordere Kammer begrenzt eine flache Endothellage die Cornea, die vergleichend keine Unterschiede bietet.

Blutgefäße fehlen der Hornhaut im allgemeinen, sie würden ja auch die Durchsichtigkeit wesentlich beeinträchtigen, doch kommen bei einigen Teleostiern (Cyprinus, Carassius) fast mitten in der Cornea Kapillaren vor.

Das Auftreten von Pigmentzellen muss im allgemeinen als unverträglich mit der Funktion der Hornhaut betrachtet werden, vielmehr ist es ein gutes Mittel zur Abgrenzung der Cornea gegen die Sklera, nur ganz ausnahmsweise, zu besonderen Zwecken, kommen im Bereich der Cornea Pigmentzellen vor, z. B. bei Anableps tetrophthalmus, dem surinamischen Vierauge, dessen Hornhaut durch einen horizontalen Pigmentstreifen in zwei Abschnitte geteilt ist, die physiologisch jeder als eine eigene Cornea wirken, entsprechend der auch innerlich durchgeführten Trennung des Auges in zwei verschieden funktionierende Sehorgane. Im übrigen dringen nur ganz vereinzelt Pigmentzellen in den Bereich der Hornhaut vor, z. B. bei Hippocampus antiquorum.

Die Art und Weise, wie die Cornea sich gegen die Sklera abgrenzt, ist recht verschieden, ohne dass eine funktionelle Bedeutung dieser Unterschiede bekannt wäre. Bald erfolgt die Abgrenzung geradlinig, oder die Hornhaut ist in die Sklera eingefalzt (z. B. Lepus, Phoca u. a.), oder die Grenzlinie verläuft derart, dass die Sklera außen weit über die Cornea übergreift, z. B. bei den Raubvögeln.

Im allgemeinen ist die Cornea dünner als die Sklera, doch kann auch das Umgekehrte vorkommen, z. B. bei den Fledermäusen.

Die Dicke der Cornea nimmt im allgemeinen bei großen Augen relativ ab.

Es ist nicht ohne Interesse zu verfolgen, wie der relative Anteil, den das Epithel, und der, den das Bindegewebe am Aufbau der Hornhaut nimmt, in der phylogenetischen Entwicklung sich ändert, derart, dass relativ das Epithel außerordentlich zurücktritt auf Kosten des Bindegewebes, das den wesentlichsten Anteil am Aufbau der Hornhäute in den höheren Wirbeltierklassen hat.

Die folgende Tabelle giebt eine Übersicht dieser Verhältnisse.

Es beträgt der Anteil, den das Corneaepithel am Aufbau der gesamten Hornhaut nimmt, in Prozenten der Dicke:

Periophthalmus	64 %	Dasypus	10 %
Leuciscus	56 %	Tinnunculus	10 %
Esox	34 %	Asio	7 %
Gulo	19,5 %	Bubo	6 %
Sus	17,0 %	Aepyprymnus	4 %
Lutra	15,5 %	Dicholophus	4 %
Perameles	15,5 %	Felis tigris	4 %
Homo	14,0 %	Felis leo	1 %
Cricetomys	11,5 %		

B. Die Linse.

§ 76. Die allgemeinen Bedingungen, denen eine Linse genügen muss, wurden schon oben diskutiert, hier sollen nur die speciellen Leistungen der Wirbeltierlinse ihre Darstellung finden.

Für die gesamte Dioptrik des Wirbeltierauges ist es von größter Bedeutung, dass die Linse im Ganzen ein erheblich höheres Brechungsvermögen hat, als sie haben würde, wenn sie ganz aus Substanz aufgebaut wäre, die den Brechungsindex des Linsenkerns, des stärkest lichtbrechenden Teiles der Linse, hätte (Helmholtz).

Biologisch ist diese Eigenschaft sehr wichtig, weil damit die notwendige Achsenlänge der Augen verringert wird. Es muss ja ein Auge immer so lang sein, dass das Bild, das die brechenden Medien entwerfen, annähernd in die Ebene des Sehepithels fällt.

Das Brechungsvermögen der einzelnen Teile der Linse ist recht verschieden und nimmt von den äußeren Kortikalschichten gegen den Linsenkern zu.

Gerade auf dieser Zunahme des Brechungsvermögens gegen das Centrum beruht die erwähnte Eigenschaft der Linse, die besonders geringe Brennweite.

Bevor aber das Licht in die eigentliche Linsensubstanz eindringt, muss es die Linsenkapsel passieren.

Diese Kapsel hat einen Brechungsindex, der etwas niedriger ist als der der Hornhaut, dagegen etwas höher als der des Kammerwassers. An der Grenze der Kapsel gegen die äußere, ca. 0,1 mm dicke Kortikalschicht der Linse ändert sich der Brechungsindex sprungweise. Von da an ist die Zunahme des Brechungsvermögens eine kontinuierliche, es bestehen nicht einzelne Schichten, die sprungweise Änderungen des Brechungsindex zeigten (Matthiessen).

Die Zunahme erfolgt bei Säugetieren und Fischen nach einem bekannten Gesetz, das auf Vögel anscheinend keine Anwendung findet.

Werden die Brechungsindices an mehreren genau bestimmten Punkten einer Achse, die durch das Kerncentrum geht, gemessen, so liegen sie bei graphischer Darstellung auf einer flachen konvexen und symmetrischen Kurve, die ihr Maximum im Kerncentrum hat. Diese sogenannte Indicialkurve ist der Scheitel einer Parabel, die sich darstellen lässt durch die Gleichung:

$$n = N_1\left(1 + \zeta\frac{b^2 - y^2}{b^2}\right)$$

worin N_1 den Index der äußeren Kortikalschicht, b ihren Abstand vom Kerncentrum, y den Abstand einer Schicht auf der untersuchten Achse vom Centrum und ζ eine Konstante bedeutet, die das Inkrement heißt und die Relation der Indices der Corticalis N_1 und des Kerncentrums N_m ausdrückt nämlich

$$N_m = N_1\,(1 + \zeta).$$

Diese bestimmte Art der Zunahme des Brechungsvermögens gegen das Kerncentrum hat in vieler Hinsicht biologische Bedeutung, auf die wir noch zurückkommen.

Die folgende Tabelle giebt zunächst einige vergleichende Daten über die optischen Konstanten der verschiedenen Linsen, sie ist nach den Tabellen 6 und 7 von Matthiessen zusammengestellt.

Auge	Äußere Kortikalschicht N_1	Kerncentrum N_m	Inkrement[1] ζ	Totalindex
Roche . . .	—	1,5117	0,0915	1,6540
Wels	—	1,5396	0,1116	1,7183
Karpfen . . .	1,3862	1,5089	0,0895	1,6476
Barsch . . .	1,3878	1,5106	0,0907	1,6515
Hecht	1,3878	1,5054	0,0870	1,6400
Dorsch . . .	1,3852	1,5134	0,0927	1,6575
Eule	1,3900	1,4082	0,0168	—[2]
Turmfalke . .	—	1,4030	0,0130	-
Rabe	—	1,4066	0,0156	—
Löwe	1,3858	1,4701	0,0614	1,5583
Kaninchen . .	—	1,4484	0,0458	1,5122
Elch	1,3797	1,4554	0,0508	1,5326
Pferd	1,3870	1,4458	0,0439	1,5040
Rind	1,3841	1,4714	0,0624	1,5553
Delphin . . .	—	1,5030	0,0852	1,6323
Seiwal . . .	1,3885	1,4751	0,0650	1,5706
Knöllwal . .	1,3950	1,4751	0,0650	1,5700
Mensch . . .	1,3880	1,4107	0,0186	1,4367

1) Inkrement-Definition s. im Text.

2) Totalindices sind hier nicht zu benutzen, da das Gesetz der parabolischen Indicialkurve hier nicht anwendbar ist.

Der Totalindex stellt biologisch den wichtigsten dieser Werte dar, während die anderen Werte ein mehr specielles, vergleichend physiologisches Interesse haben. Die höchsten Werte für den Totalindex erreichen die Fische und die Wassersäugetiere, also die Formen, bei denen die Hornhaut sich nicht an der Herstellung des Netzhautbildes beteiligt. Diese Tiere müssten bei einem Totalindex, wie ihn die Landtiere haben, bedeutend verlängerte Augenachsen haben.

Das sieht man schon sehr gut durch den Vergleich des Zahn- und Bartenwalauges. Die Linse des Delphin bleibt nur ganz wenig in ihrer Brechkraft hinter der der Fische zurück, und dementsprechend ist die innere Augenachse hier relativ viel kürzer als bei den Bartenwalen, bei denen zwar der Totalindex der Linse auch noch höher ist wie bei den Lufttieren, aber schon erheblich geringer als bei den Fischen.

Um die Augen in dieser Hinsicht zu vergleichen, muss man das Verhältnis der Länge der Linsenachse zu der Strecke: Linsenscheitel bis Sehzellenschicht in Betracht ziehen.

Dieser Wert zeigt manches Interessante. Bei Wassertieren hat man in der Proportion direkt ein Maß für die Größe der Brechkraft der Linse, da die Hornhaut ja als brechendes Medium fortfällt, bei den Lufttieren ist das nicht der Fall, denn je nach der verschiedenen Größe der Hornhautbrechung sind die Strahlen schon mehr oder weniger konvergent gemacht, wenn sie die Vorderfläche der Linse erreichen, so dass die Leistung hier stets eine geringere ist wie bei den Wassertieren, deren Linse parallele Strahlen auf der Retina zu vereinigen vermag.

Die folgende Zusammenstellung enthält für die Wassertiere die Länge der Strecke vom vorderen Linsenpol bis zum Sehepithel, ausgedrückt in Achsenlängen der Linsen. Je höher die Zahlen sind, um so geringer muss der Totalindex der Linsen sein. Zum Vergleich ist beigefügt die Brennweite der Linsen einiger Lufttiere, in Achsenlängen der Linsen ausgedrückt. Diese Brennweiten entsprechen nicht dem Ort der Retina, sondern liegen weit dahinter.

Die Brennweiten der Fischlinsen sind recht kurz, aber auch eine ganze Anzahl Wassersäugetiere steht ihnen hierin nicht nach. Zufällig kennen wir nur von einem, Phocaena, den Wert des Brechungsindex, und dieser ist geringer als irgend ein bei den Fischen bekannter; aber Formen wie Halichoerus, Balaena, Hyperoodon, Otaria u. s. w. müssen höhere Indices haben, die sogar höher sein müssen als jene des Hechts.

Ganz außerordentlich lang sind die Brennweiten bei Lufttieren, beim Pferd und besonders beim Menschen und dem Falken. Die Bedeutung solcher großen Brennweiten für die Vergrößerung des Netzhautbildes wird später erörtert werden.

Fische	Anableps tetrophthalmus (Luftauge)	1,18
	Periophthalmus kolreuteri	1,44
	Odontostomus hyalinus	1,57
	Dolichopteryx	1,66
	Dissomma anale	1,69
	Esox lucius	1,87
Wassersäugetiere	Halichoerus gryphus	1,55
	Balaena mysticetus	1,73
	Hyperoodon rostratus	1,77
	Otaria jubata	1,78
	Delphinapterus leucas	1,84
	Phoca barbata	1,93
	Phoca vitulina	2,00
	Phocaena communis	2,10
	Odobaenus rosmarus	2,11
	Macrorhinus leoninus	2,19
	Balaenoptera physalus	3,43
Lufttiere	Löwe	3,75
	Pferd	5,6
	Mensch	12,3
	Falke	18,6

Von erheblichem Einfluss auf die Leistung der Linse im dioptrischen System des Auges ist ihre Lage. Je weiter der vordere Linsenscheitel hinter der Cornea liegt, um so konvergenter sind die Lichtstrahlen bereits, wenn sie in die Linse eintreten, wenigstens bei Lufttieren.

Bei Wassertieren sind sie immer noch parallel, so weit auch die Linse zurückliegen mag, und es ist daher vorteilhaft, wenn sie möglichst weit nach vorn liegt, d. h. also, wir werden erwarten, bei Wassertieren eine sehr flache vordere Kammer zu finden. Diesen Erwartungen entsprechen die Befunde bei Fischen und Wassersäugetieren vollkommen. Drückt man zum Vergleich den Abstand des vorderen Linsenpols von der Cornea in Teilen der inneren Augenachse aus, so beträgt dieser Abstand für Fische und Wassersäugetiere:

Anableps tetrophthalmus (Luftauge)	1 : 20,0
Esox lucius	1 : 12,4
Periophthalmus	1 : 11,0
Hyperoodon rostratus	1 : 11,1
Balaena mysticetus	1 : 11,5
Phoca barbata	1 : 11,7
Delphinapterus leucas	1 : 13,0
Phocaena communis	1 : 18,0
Balaenoptera physalus	1 : 25,0

Bei Lufttieren liegt die Linse im allgemeinen weiter zurück, die vordere Kammer ist tiefer. So beträgt die Distanz von der Cornea, in obigem Maße ausgedrückt, für:

Equus bruchelli	1 : 14,4
Homo	1 : 9,0
Aepyprymnus rufescens	1 : 8,9
Perameles	1 : 8,4
Macropus rufus	1 : 7,0
Cricetomys	1 : 6,4
Felis leo	1 : 6,4
Struthio camelus	1 : 6,1
Tinnunculus elegans	1 : 4,6
Bubo	1 : 3,2

Beim Pferd ist die vordere Kammer also auch sehr flach und entsprechend der relativ geringeren Konvergenz der Lichtstrahlen, die die Linse treffen, ist die Gesamtbrennweite des Auges sehr groß. Die tiefste Vorderkammer haben die Raubvögel, und unter ihnen nehmen die Nachtraubvögel, als deren Vertreter der Uhu aufgezählt ist, eine ganz extreme Stellung ein. Wie beim Pferd eine Verlängerung der Brennweite, so scheint hier eine Verkürzung beabsichtigt zu sein, was uns aus biologischen Gründen auch durchaus verständlich ist (s. u.).

Die brechende Kraft der Linse ist von zwei Momenten abhängig: von der Krümmung ihrer Flächen und von der gesetzmäßigen Zunahme der Brechungsindices gegen den Linsenkern hin.

Dass die Brechkraft der Linse, wenn sie nur auf dem Prinzip der sphärischen Flächen beruhen würde, wesentlich geringer sein müsste, als sie es thatsächlich ist, wurde schon erwähnt. Die Brechungsindices der ganzen Linse und des Kerncentrums sind (Matthiessen):

$$N = N_1(1 + 2\xi); \qquad N_m = N_1(1 + \xi).$$

Es wird also die brechende Kraft durch die Zunahme des Brechungsvermögens von außen nach innen verdoppelt, oder mit anderen Worten: Der Totalindex übertrifft den Index des Kerns um ebenso viel, wie dieser den der Corticalis (Matthiessen).

Wir kennen im Auge nur ein optisch wirksames Gebilde, das anscheinend ganz auf dem Prinzip der Wirkung sphärischer Flächen beruht: die Cornea. Die Linsenwirkung ist durchaus nicht an eine gewölbte Form der Vorder- und Hinterfläche gebunden, wir könnten ganz ebene Linsen finden, die doch, infolge der Brechungszunahme gegen das Kerncentrum hin, dioptrisch wirksam sein würden, und bei verschiedenen Tieren ist dieser Fall auch fast vollkommen realisiert, indem beide Flächen im Bereich der Pupille plan sind, so z. B. beim Mauersegler, bei der Gemse.

§ 77. Die Linsen der Wirbeltiere zeigen ungemein verschiedenartige Gestalten, von der vollkommenen Kugel über Rotationskörper zu dreiachsigen Ellipsoiden und endlich zu gänzlich asymmetrischen Gebilden.

Bei Petromyzon planeri ist die Abweichung von der Kugelform gering, der Durchmesser beträgt (bei einem Tier von 16 cm Länge) 1,1238 mm (Kohl), die Achse ist 1,1034 mm lang, so dass das Verhältnis 1,017 beträgt.

Erheblich ist die Abweichung bei den Selachiern, wo folgende Werte beobachtet wurden (Rabl 147):

	Achse mm	Durchmesser mm	Index
Chimaera monstrosa	12,2	13,5	1,106
Mustelus laevis	9,1	10,3	1,132
Pristiurus melanostomus	7,6	8,6	1,132
Raja asterias	4,0	4,7	1,175

Die Äquatorialdurchmesser sind in den verschiedenen Meridianen bei Chimaera und den Squaliden alle gleich, so dass hier die Linsen Rotationsellipsoide darstellen, bei Raja asterias und Torpedo marmorata aber ist der horizontale Äquatorialdurchmesser etwas länger, als der vertikale, die Linsen sind also dreiachsige Ellipsoide.

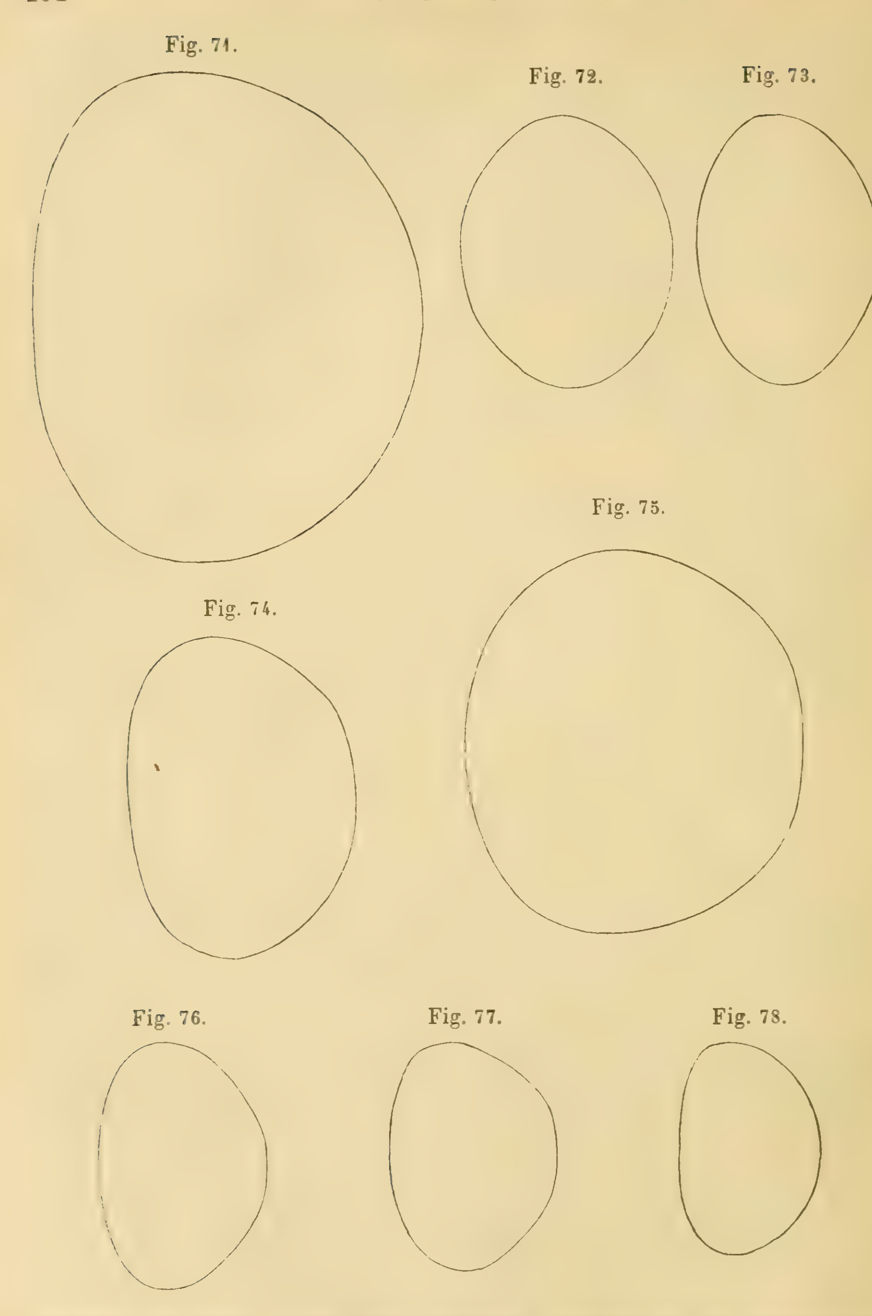
Bei den Teleostiern herrschen zwar Formen, die sich der Kugel stark nähern, vor, doch kommen auch hier mancherlei Abweichungen vor, so haben wir folgende Werte:

	Achse mm	Durchmesser mm	Index
Trigla hirundo	5,0	6,6	1,320
Lophius piscatorius	8,3	10,0	1,205

Also recht nennenswerte Abweichungen von der Kugel. Wirklich kuglige Linsen haben z. B. Belone acus, Esox lucius, Periophthalmus. Auch bei den Ganoiden (Acipenser ruthenus) kommt es vor, dass der horizontale Durchmesser den vertikalen an Länge übertrifft.

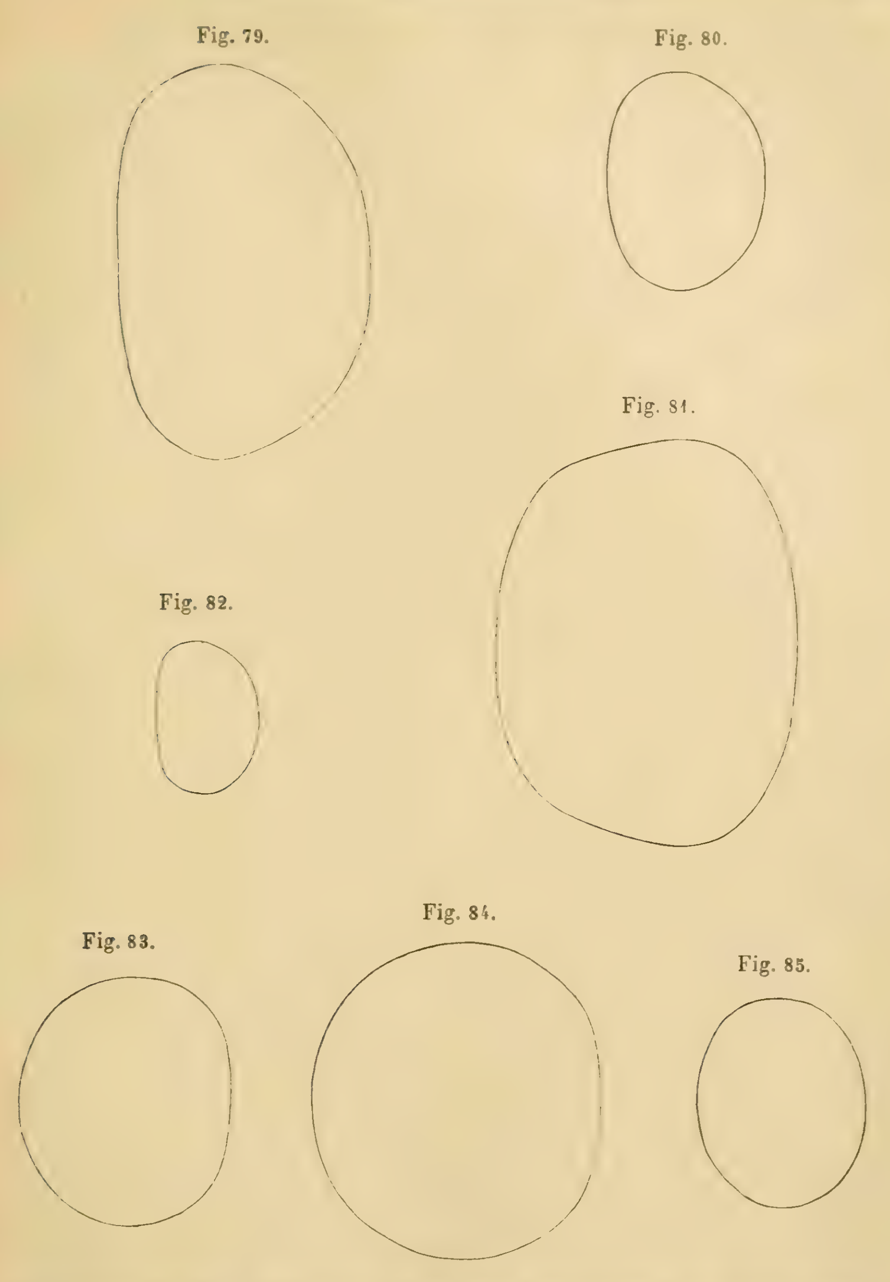
Auch die Amphibienlinse ist nicht im strengen Sinne kuglig, wie man es häufig angegeben findet, die Vorderfläche ist weniger stark gewölbt, als die Hinterfläche, und dieser Unterschied ist bei den Anuren beträchtlicher als bei den Urodelen. Rabl (147) hat wieder gute Messungen mitgeteilt.

	Achse mm	Durchmesser mm	Index
Siredon pisciformis	1,40	1,68	1,209
Triton cristatus	1,12	1,36	1,214
Salamandra maculosa	2,32	2,84	1,224
Rana fusca	3,16	4,20	1,329
Hyla arborea	2,04	2,72	1,333
Bufo variabilis	2,52	3,64	1,444



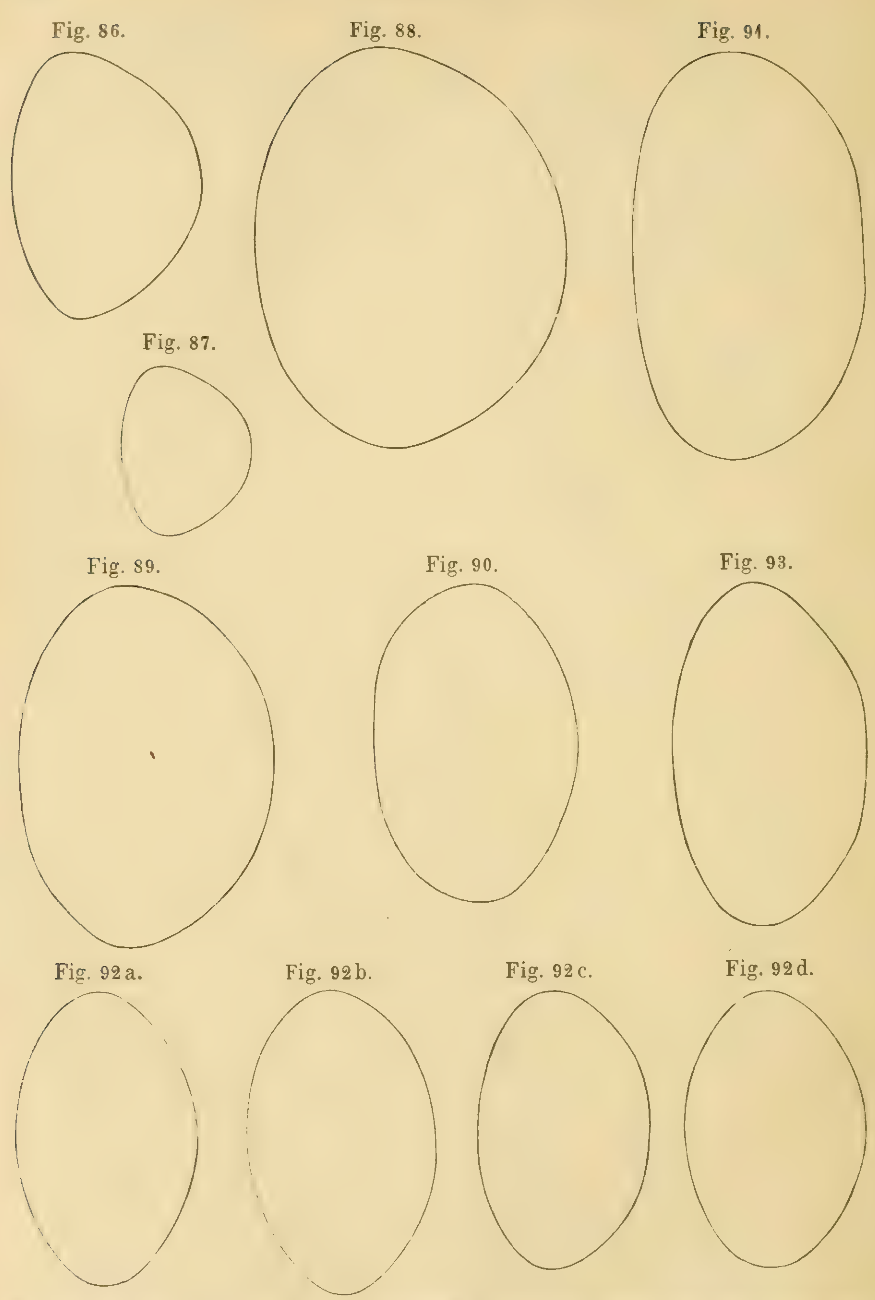
Linsenformen von Reptilien. Alle bei gleicher Vergrößerung. Außenfläche nach links, innere nach rechts orientiert. Nach Rabl.

Fig. 71. Alligator mississipiensis. — Fig. 72. Emys europaea. — Fig. 73. Testudo graeca. — Fig. 74. Lacerta viridis (Smaragdeidechse). — Fig. 75. Platydactylus mauritanicus (Gecko). — Fig. 76. Lacerta faraglionensis. — Fig. 77. Lacerta agilis. — Fig. 78. Lacerta muralis.



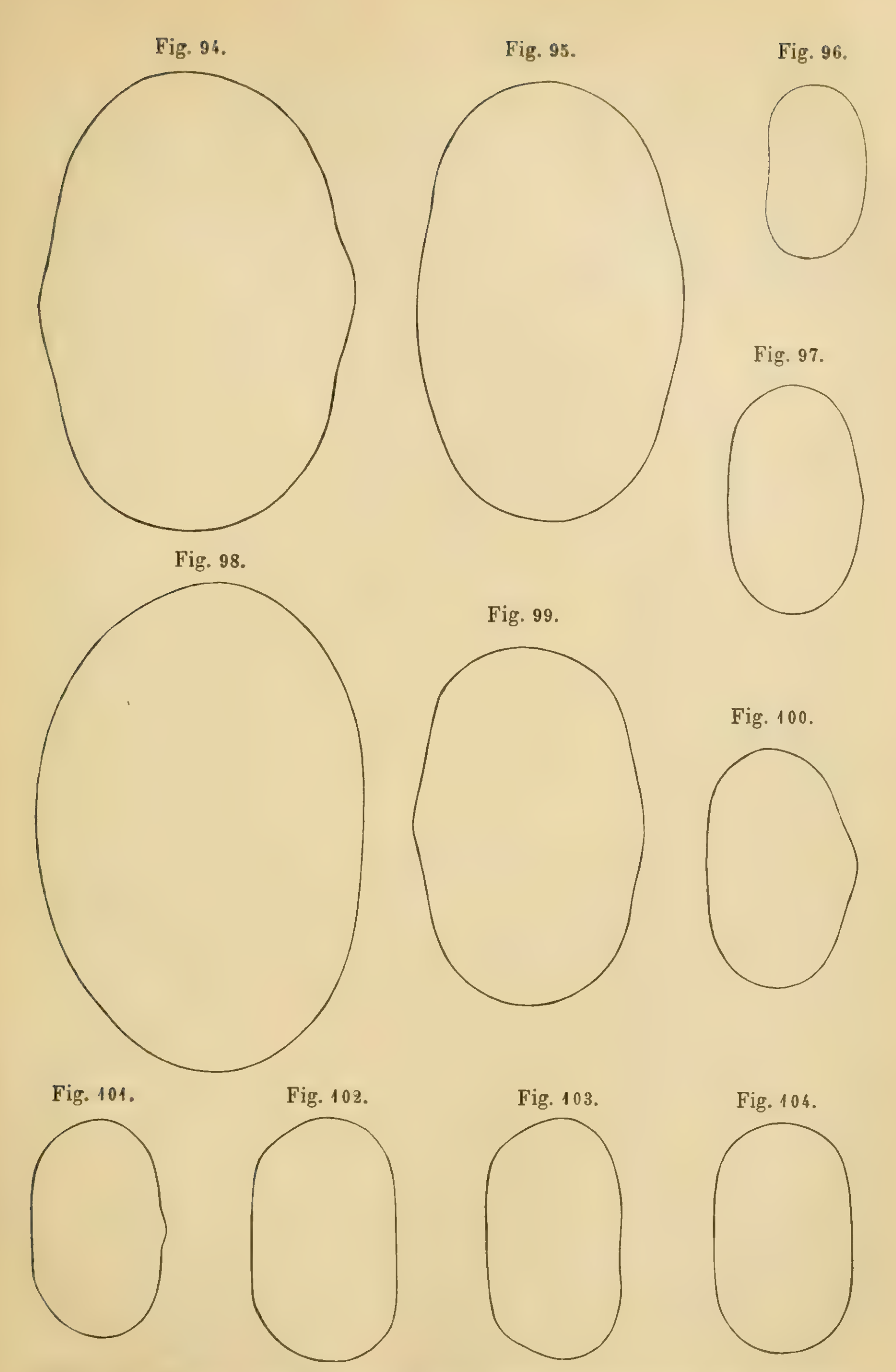
Linsenformen von Reptilien. Alle bei gleicher Vergrößerung. Außenfläche nach links, innere nach rechts orientiert. Nach RABL.

Fig. 79. Pseudopus pallasii (Scheltopusik). — Fig. 80. Gongylus ocellatus. — Fig. 81. Chamaeleo vulgaris. — Fig. 82. Anguis fragilis (Blindschleiche). — Fig. 83. Tropidonotus natrix (Ringelnatter). — Fig. 84. Zamenis viridiflavus (Zornnatter). — Fig. 85. Vipera aspis (Viper).



Umrisse von Vogellinsen. Alle bei gleicher Vergrößerung. Nach links äußere, nach rechts innere Seite. Nach Rabl.

Fig. 86. Palaeornis torquatus (Halsbandsittich). — Fig. 87. **Melopsittacus undulatus** (Wellensittich). — Fig. 88. Anas boschas dom. (Ente). — Fig. 89. Anser cinereus (Gans). — Fig. 90. Gallus domesticus (Haushuhn). — Fig. 91. Tetrao tetrix (Birkhuhn). — Fig. 92 a—d. Columba domestica (Haustaube). — Fig. 93. Bonasia sylvestris (Haselhuhn).



Umrisse von Vogellinsen. Alle bei gleicher Vergrößerung. Nach links äußere, nach rechts innere Seite. Nach RABL.

Fig. 94. Astur palumbarius (Hühnerhabicht). — Fig. 95. Corvus corone (Krähe). — Fig. 96. Carduelis elegans (Stieglitz). — Fig. 97. Emberiza hortulana (Feldammer). — Fig. 98. Athene noctua (Steinkäuzchen). — Fig. 99. Garrulus glandarius (Nussheher). — Fig. 100. Pyrrhula vulgaris (Gimpel). — Fig. 101. Fringilla coelebs (Buchfink). — Fig. 102. Alauda arvensis (Feldlerche). — Fig. 103. Hirundo riparia (Uferschwalbe). — Fig. 104. Hirundo rustica (Rauchschwalbe).

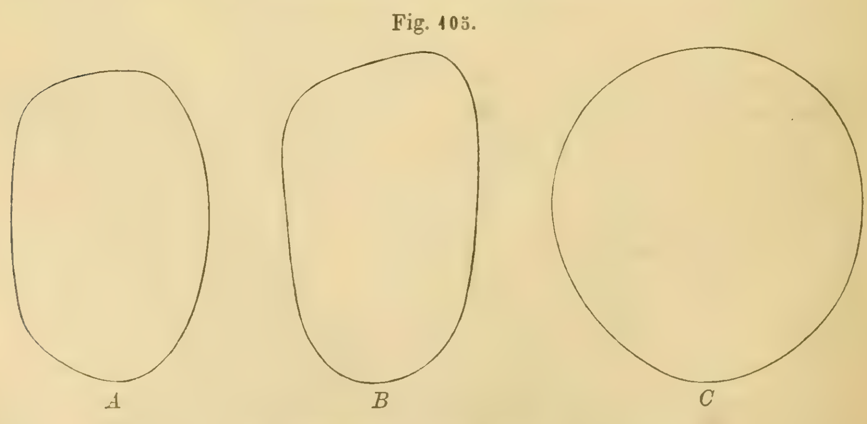
Man ersieht hieraus, dass die Urodelen-Linsen sich der Kugel stärker nähern, als die Linsen der Anuren, es scheint, als ob mit dem Übergange zum Luftleben die Linsen immer stärker abgeplattet würden.

Bei den Reptilien wird die Gestaltung der Linse durch das Auftreten des Ringwulstes sehr mannigfaltig, so dass die Proportion von Achse zu Durchmesser nur eine ganz allgemeine Orientirung über die Gestalt giebt, wie die folgende Tabelle zeigt.

	Äquatorial-Durchm. in mm	Achse in mm	Index
Alligator mississipiensis	4,43	3,52	1,25
Emys europaea	2,45	1,90	1,28
Testudo graeca	2,54	1,54	1,64
Platydactylus mauritanicus	3,47	3,09	1,12
Lacerta viridis	2,92	2,06	1,41
» faraglionensis	2,25	1,53	1,47
» agilis	2,09	1,51	1,38
» muralis	1,94	1,28	1,51
Pseudopus pallasii	3,60	2,30	1,56
Gongylus ocellatus	1,98	1,43	1,38
Anguis fragilis	1,38	0,93	1,48
Chamaeleo vulgaris	3,68	2,72	1,35
Tropidonotus natrix	2,27	1,94	1,17
Zamenis viridiflavus	2,87	2,60	1,10
Vipera aspis	1,92	1,53	1,25

Im allgemeinen ist die Vorderfläche flacher als die Hinterfläche. So ist der Unterschied bei den Lacerten z. B. sehr groß, die Vorderfläche sehr flach. Im extremen Fall, z. B. bei Pseudopus pallasii (Scheltopusik) und Anguis fragilis (Blindschleiche) ist die Vorderfläche fast plan.

Fig. 105.



Linse des Mauerseglers (Cypselus apus). Nach Rabl.
A Seitenansicht; *B* senkrecht darauf; *C* Polansicht.

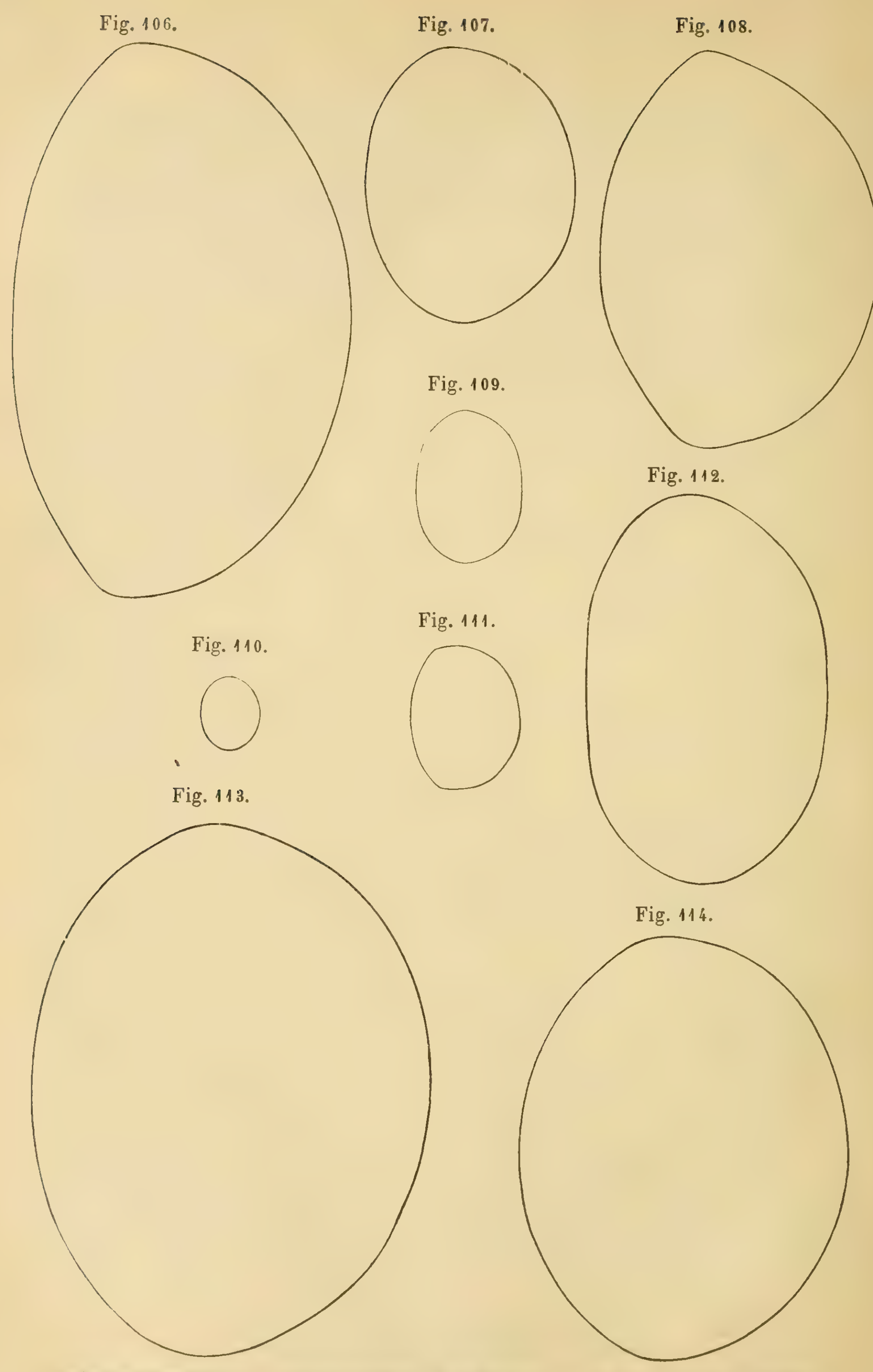
Andererseits kann sich das Verhältnis auch umkehren, wie beim Chamäleon, bei dem die Hinterfläche fast plan ist und somit schwächer gewölbt, als die Vorderfläche, ähnlich steht es bei der Zornnatter (Zamenis viridiflavus), wo die Vorderfläche fast halbkuglig, die Hinterfläche fast plan erscheint. Bei Platydactylus mauritanicus (Gecko) nähert sich die Linse stark der Kugelform, die sie bei einigen Schlangen, z. B. Boa constrictor u. a. erreicht. Auf die eigenartige Gestaltung des Ringwulstes kommen wir weiter unten zurück.

Ein noch abwechselungsreicheres Bild bietet die Linse der Vögel. Über die Dimensionen orientieren die Zahlen der folgenden Tabelle nach Rabl (160).

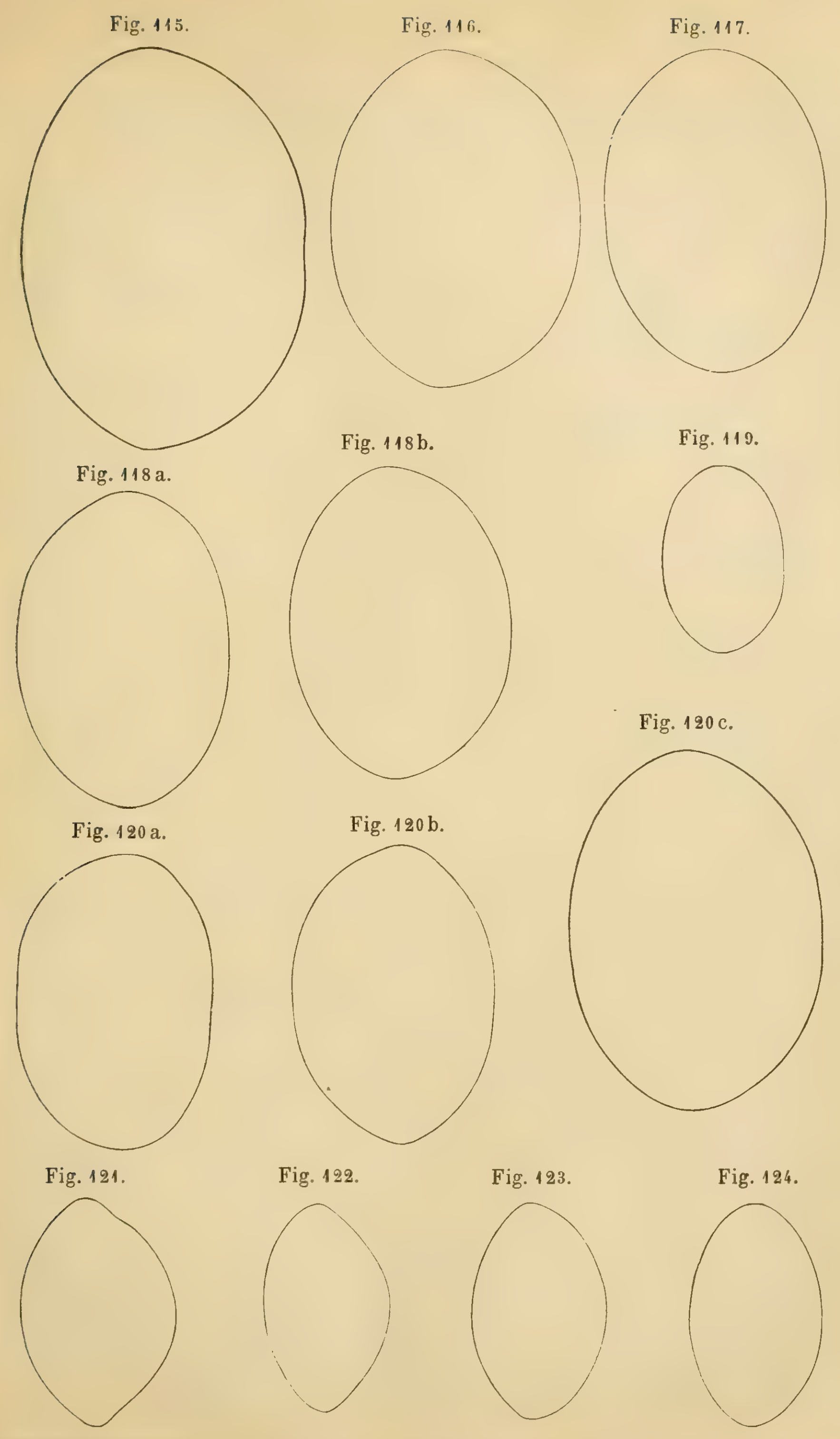
	Äquat.-Durchm. in mm	Achse in mm	Index
Palaeornis torquatus	4,82	3,41	1,41
Melopsittacus undulatus	3,03	2,34	1,29
Anas boschas domesticus	7,19	5,53	1,30
Anser cinereus	6,49	4,55	1,42
Gallus domesticus	5,69	3,63	1,56
Tetrao tetrix	7,30	4,14	1,76
Bonasia sylvestris	6,14	3,45	1,78
Columba livia domestica	4,86—5,46	3,24—3,36	1,49—1,62
Astur palumbarius	8,44	5,83	1,44
Athene noctua	9,03	6,07	1,48
Otus sylvestris	11,50	9,00	1,27
Corvus corone	8,09	4,91	1,64
Garrulus glandarius	6,62	4,21	1,57
Carduelis elegans	3,18	1,80	1,76
Emberiza hortulana	4,24	2,52	1,68
Pyrrhula vulgaris	4,41	2,76	1,59
Fringilla coelebs	4,05	2,50	1,62
Alauda arvensis	4,46	2,67	1,67
Hirundo riparia	4,41	2,47	1,78
„ rustica	4,24	2,56	1,65
„ urbica	(4,68) 4,55	2,45	1,85[1])
Cypselus apus	(5,89) 5,49	3,30	1,66

Die Maße und den Index giebt Rabl's Tabelle, aber aus dem Index ist durchaus nicht die Form zu erschließen. Man darf z. B. beim Wellenpapagei keine annähernd kuglige Linse erwarten, weil der Index 1,29 ist, wie Fig. 87 lehrt, ist vielmehr die Vorderfläche fast plan, die Hinterfläche außerordentlich stark gewölbt.

1) Index nach dem kürzeren Äquat. Durchm. berechnet.



Umrisse von Säugetierlinsen. Alle bei gleicher Vergr. Nach links äußere, nach rechts innere Seite. Nach RABL.
Fig. 106. Pferd. — Fig. 107. Schwein. — Fig. 108. Reh. — Fig. 109. Meerschweinchen. — Fig. 110. Maus. — Fig. 111. Eichhörnchen. — Fig. 112. Gemse. — Fig. 113. Rind. — Fig. 114. Schaf.



Umrisse von Säugetierlinsen. Alle bei gleicher Vergr. Nach links äußere, nach rechts innere Seite. Nach Rabl. Fig. 115. Hase. — Fig. 116. Kaninchen. — Fig. 117. Fuchs. — Fig. 118 a u. b. Hund. — Fig. 119. Edelmarder. — Fig. 120 a—c. Katze. — Fig. 121. Inuus. — Fig. 122. Macacus. — Fig. 123. Pavian. — Fig. 124. Mensch.

Die Linsen von Kiwi und Papageien haben große Ähnlichkeit mit den Eidechsenlinsen. Bei Tauben und Hühnern sind beide Flächen sehr wenig gewölbt, besonders die Vorderfläche.

Die Raubvögel bilden in bezug auf den Bau der Linse, wie in biologischer Beziehung die beiden großen Gruppen der Tag- und Nachtraubvögel. Bei ersteren sind die Linsen vorne fast plan, nur in der Mitte springt auf beiden Flächen ein kleiner Buckel hervor, der auf der Vorderseite kleiner ist, als auf der Rückseite.

Bei den Nachtraubvögeln ist die Vorderfläche stärker gewölbt, als die Hinterfläche, obgleich auch diese nicht gerade flach ist.

Einen Buckel auf Vorder- und Hinterfläche findet man häufig bei den Gangvögeln, z. B. bei der Krähe, Nussheher, Feldammer, Gimpel, Buchfink, Stieglitz.

Bei weitem das auffälligste aber, was in bezug auf Gestaltung der Linse bei den Wirbeltieren vorkommt, bieten die Schwalben und Segler. Die Linsen sind hier nicht radiär symmetrisch, der Äquator ist kein Kreis und der senkrechte Durchmesser ist etwas länger wie der horizontale. Noch auffälliger ist diese Asymmetrie beim Mauersegler (Fig. 105), die Vorder- und Hinterfläche der Linse sind fast genau plan, stehen aber einander nicht parallel, sondern schief gegen einander. Die Linse entfernt sich weit vom üblichen Wirbeltierlinsentypus.

Welchen Einfluss eine solche Gestalt auf die physikalische Beschaffenheit des Netzhautbildes hat, ist nicht ohne weiteres zu übersehen.

Die Linsen der Säugetiere sind wieder einförmiger gestaltet, doch kommen im einzelnen viele Differenzen vor. Kugelrund sind die Linsen einiger Wassersäugetiere, Pinnipedier und Cetaceen, bei denen aber zum Teil schon eine deutliche Abflachung zu bemerken ist, kuglig sind auch die Linsen bei Maus und Ratte.

Bei anderen Formen ist die Vorderfläche abgeflacht, die Hinterfläche stark gewölbt, z. B. bei Pferd. Zebra, Reh, Macropus rufus, Eichhörnchen, oder es sind beide Flächen fast plan wie bei der Gemse. Als besondere Gestaltung ist noch zu erwähnen, dass bei Inuus hinter dem Äquator eine seichte ringförmige Furche verläuft, welche der Linse im Querschnitt die eigenartige Gestalt giebt (Rabl), die Fig. 121 zeigt, und die sonst nur noch bei Embryonen von H y r a x c a p e n s i s beobachtet wurde (Pütter).

Die Linsen der Carnivoren sind dadurch bemerkenswert, dass bei ihnen die Vorderflächen gewöhnlich stärker gewölbt sind, als die Hinterflächen, eine Gestaltung, die früher für sehr ungewöhnlich galt, jetzt aber bei sehr verschiedenen Wirbeltierordnungen bekannt ist. Die Dimensionen der Säugetierlinsen sind aus den Daten der Tabelle nach Rabl (167) zu ersehen.

	Äquatorial-Durchmesser in mm	Achse in mm	Index
Equus caballus	20,14	12.28	1,64
Sus scrofa	10,00	7,62	1,31
Cervus capreolus	14.68	10.31	1,42
Rupicapra rupicapra	14.21	8.82	1,61
Ovis aries	15,73	12,44	1.26
Bos taurus	19.55	14,60	1.33
Lepus timidus	14,15	10,78	1,31
Lepus cuniculus	11,89	8,79	1,35
Cavia cobaya	5,53	3.84	1,44
Mus musculus	2,49	2,00	1,24
Sciurus vulgaris	5,53	4,23	1,30
Canis familiaris	10,60	7,13	1,48
Canis vulpes	11,43	7,75	1,47
Mustela martes	6,61	4,30	1,53
Felis domestica	10,56	7,50	1,40
Macacus rhesus	7,72	4,67	1,65
Inuus erythraeus	7,83	5,07	1,54
Cynocephalus babuin	7,84	4,88	1,40
Homo sapiens	7,58	4,77	1,56

§ 78. Die ganze Menge dieser vergleichend-anatomischen Thatsachen über die Formverhältnisse der Linsen ist kaum einer physiologischen Interpretation fähig. Welche Momente maßgebend dafür sind, dass einmal die Hinterfläche, ein andermal die Vorderfläche besonders stark gewölbt ist, dass die Linse einmal die Gestalt einer Kugel, ein andermal diejenige eines Keiles hat, das bleibt ganz dunkel.

Nur in der Beziehung zur Akkommodation liegen einige Momente, die in Betracht kommen, die aber erst bei der Lehre von den Akkommodationseinrichtungen zu besprechen sind, auch die Kugellinsen werden noch unten Gegenstand der Betrachtung sein.

Für eine ganz specielle Abweichung von der Begrenzung durch genau sphärische Flächen liegt eine Untersuchung vor, die einen Fingerzeig giebt, in welcher Weise auch Gestaltungen, die uns als Fehler erscheinen, biologisch verwertet werden können. Es ist der Kurvatur-Astigmatismus der Linse, der vielfach vorkommt und beim Pferd durch Berlin genauer in seiner Bedeutung untersucht ist. In viel bedeutenderem Grade muss diese Einrichtung bei Linsen bestehen, die im horizontalen und vertikalen Meridian verschiedene Dimensionen haben, wie wir solche z. B. bei Selachiern und Ganoiden kennen gelernt kaben. Auch mehrere Haustiere zeigen nach Koschel diese Eigentümlichkeit, indem der vertikale Durchmesser um ca. 5 % hinter dem horizontalen zurückbleibt.

Die Bedeutung des Kurvatur-Astigmatismus der Linse liegt nach Berlin darin, dass die Strecke, die das Bild eines bewegten Punktes auf der

Retina durchwandert, bei Linsenastigmatismus größer ist, als bei einer Linse, die frei von dieser Abweichung ist.

Etwas mehr Biologisches wie über die Form, können wir über die Größe der Linse sagen.

§ 79. Für gewöhnlich wird die Größe nach dem Verhältnis zur Bulbusgröße beurteilt, und wir haben zwei Gruppen von Angaben, die eine Orientierung in dieser Richtung ermöglichen. In erster Linie ist es das Verhältnis des Linsendurchmessers zum Bulbusdurchmesser, und zweitens das Verhältnis des Linsenvolumens zum Volumen des Bulbusinnenraums.

Es ist die landläufige Anschauung, dass die Dunkeltiere größere Linsen haben, als Helltiere, um mehr von dem Licht ausnutzen zu können, das ihnen zur Verfügung steht.

In dieser Form ist der Satz aber nicht ganz richtig, obgleich er offenbar richtiges enthält.

Betrachten wir zunächst die Säugetiere, so sehen wir, dass die größten Linsen sich bei den kleinen Nagern finden, als Beispiel ist Cricetomys angeführt, Maus und Ratte verhalten sich ähnlich, und nicht viel kleiner ist die Linse des Beuteldachses (Perameles), hier trifft die Beziehung zum Dämmerungssehen zu. Dagegen haben auch die drei Beuteltiere Petrogale, Macropus und Aepyprymnus sehr große Linsen, obgleich sie keine Dunkeltiere sind. Beim Löwen mit seiner großen Linse trifft die Beziehung wieder zu, versagt aber bei den Wassersäugetieren, wo sogar die kleinsten Linsen vorkommen, die wir überhaupt bei Säugetieren kennen.

Auch unter den Vögeln hat der nächtliche Bubo die kleinste Linse, auch die des Kiwi ist sehr klein, und unter den Reptilien zeigt die Seeschildkröte eine auffallend kleine Linse, die kleinste, die überhaupt bei einem erwachsenen Tier bekannt ist. Auch die Linsen der Fische erscheinen nicht durchgängig so groß, wie man nach der gewöhnlichen Auffassung erwarten sollte.

Andererseits giebt es auch wieder Fälle, die deutlich für einen Zusammenhang zwischen großer Linse und Sehen bei geringer Lichtstärke sprechen.

So ist das Steinkäuzchen bekanntlich kaum größer als eine Taube, trotzdem übertrifft seine Linse jene der Taube ca. um das fünffache an Volumen (Rabl).

Der Gecko (Platydactylus mauritanicus), kaum größer wie eine mittelgroße Eidechse, hat eine Linse von mehr als sechsfachem Volumen (Rabl).

Und unter den Selachiern hat Chimaera monstrosa, die in großen Tiefen lebt, eine viel größere Linse, als die Flachseeformen. Auch die mächtige Linse von Orthagoriscus mola ist hier zu erwähnen.

Der Grund, weshalb die zahlenmäßige Beziehung des Linsendurchmessers zum Bulbusdurchmesser uns nicht immer den Zusammenhang von Linsengröße und Sehen in der Dämmerung zeigt, liegt darin, dass wir Linsen von ganz verschiedenen Formen vergleichen, und dass die einzelnen Linsenformen sehr ungleich geeignet für die gute Ausnützung des Lichtes bei schwacher Beleuchtung sind. Etwas günstiger ist für die Vergleichung daher schon die Proportion zwischen Linsenvolumen und Volumen des Bulbusinnenraums, die in folgender Tabelle für einige Tiere angeführt ist, wie sie Matthiessen angiebt.

	Volumen der Linse ccm	Volumen des Innenraums ccm	Verhältnis
Sebastes (Rotfisch)	2,57	22	8,6
Gadus morrhua (Kabljau)	1,77	16	9,0
Fuchs	0,35	2,6	7,4
Katze	0,5	3,9	7,8
Hund	0,5	4,1	8,2
Schwein	0,8	6,8	8,5
Löwe	1,51	13,9	9,2
Kaninchen	0,25	2,5	10,0
Elch	2,36	25	10,6
Rind	2,1	24,4	11,6
Pferd	3,29	40	12,1
Mensch	0,25	4,5	18,0
Balaenoptera physalus	4,05	101	25,0
Balaenoptera borealis	3,30	87	26,4

Hier tritt die außerordentliche relative Größe der Raubtierlinse besonders bei Fuchs und Katze aufs deutlichste hervor, ebenso aber auch die auffallende Kleinheit der Linsen der Wassersäugetiere.

Die große Zahl der Linsen der Helltiere ist derart gebaut, dass nur ein ganz kleiner Bezirk, der nahe Umkreis der Achse, zum Sehen gebraucht wird, die breite Iris blendet alles Licht von den peripheren Partien der Linse ab, und diese Teile kommen also dioptrisch gar nicht in Betracht, ihre Gestaltung kann nicht in bezug auf das Sehen bei verschiedener Lichtstärke interpretiert werden.

Mit der Anpassung an das Sehen bei schwacher Beleuchtung vollzieht sich nun sehr häufig eine Gestaltveränderung der Linse und zwar stets eine derartige, dass sich die Form der Kugelgestalt nähert.

Wir sehen bei den Amphibien, wie die Anuren mehr abgeflachte Linsen haben, während die rein wasserlebenden Formen der Urodelen, z. B. Siredon, fast kuglige Linsen aufweisen. Auch in der Entwicklungsgeschichte tritt diese Veränderung hervor. Die kugligen Linsen der Larven gehen allmählich in die flacheren der erwachsenen Tiere über, parallel mit dem Verlassen

des Wassers, das gleichbedeutend ist mit dem Übergang zum Sehen bei stärkerer Beleuchtung.

Der nächtliche Gecko hat eine fast kuglige Linse, unter den Vögeln nähert sich die des Steinkauzes und anderer Eulen stark der Kugelform, und die kleinen Nager, die in der Dämmerung sehen, Hamster, Maus u. s. w., haben ebenso wie viele Wassersäugetiere, Pinnipedier und Denticeten, fast kugelrunde Linsen.

Auf die Beziehung dieser Kugelgestalt zu den Veränderungen, die die Akkommodation bei Dunkeltieren erfährt, kann hier noch nicht eingegangen werden, diese Ausführungen sollten nur zeigen, dass nur bei annähernd gleicher Linsengestalt eine Vergleichung des Durchmessers mit dem Bulbusdurchmesser Sinn hat.

Aber gegen diese Proportion lässt sich überhaupt manches einwenden. Zur biologischen Beurteilung scheint es zweckmäßiger, eine andere Vergleichszahl zu nehmen: Das Verhältnis des Linsendurchmessers zum Corneadurchmesser.

Durch die Cornea erhält ja die Linse das Licht, das sie zum Bilde gestalten soll, von der Größe der Cornea muss also bis zu einem gewissen Grade die Größe der Linse abhängen. Dass die relative Größe der Cornea bei Dunkeltieren gewöhnlich besonders groß ist, sahen wir schon, und werden dementsprechend auch bei Dunkeltieren große Linsen erwarten, wir sahen aber auch (s. o.), dass infolge besonderer Bedingungen auch bei Dunkeltieren die Cornea sehr klein werden kann, und dann muss in Beziehung damit die Linse im Vergleich zum Bulbusdurchmesser klein werden. Das ist z. B. bei den Wassersäugetieren der Fall und erklärt deren kleine Linsen, obgleich sie bei schwacher Beleuchtung sehen müssen.

Stellen wir die Proportion zwischen Linsendurchmesser und Corneadurchmesser auf, wie es in der nebenstehenden Tabelle geschehen ist, so sehen wir daraus, dass Kugellinsen im Verhältnis zur Cornea stets kleiner sind, als flache Linsen. Beim Pferd beträgt das Verhältnis 1,05, bei der Ziege 1,16 u. s. w.; das sind Zahlen für flache Linsen, bei denen nur der mittlere Teil ausgenutzt wird, bei den Wassersäugetieren dagegen schwankt das Verhältnis von 1,47 bis 2,01. Die Kugellinsen sind im ganzen viel kleiner, obgleich der Teil, der optisch verwertet wird, größer ist, wie bei den flachen Linsen.

Die Kugellinsen sind auch noch für Strahlen, die einen großen Winkel (bis ca. 45°) mit der Achse bilden, aplanatisch. MATTHIESSEN hat diese außerordentliche Periskopie bei der Fischlinse als notwendige Folge der parabolischen Indicialkurve (s. o.) aufgefasst, ohne dass seine mathematische Beweisführung biologisch allgemein zwingend wäre. Jedenfalls können alle die Dunkeltiere mit Kugellinsen noch Strahlen ausnützen, die große Winkel mit der Achse bilden.

Sehr verschiedenartig ist die Konsistenz der Linsensubstanz. Die beiden Extreme bilden wohl die Fische und die Vögel.

	Bulbusdurchmesser in Linsendurchmessern	Corneadurchmesser in Linsendurchmessern
Lophius piscatorius	2,7	1,53
Esox	3,0	2,4
Carassius auratus	2,23	1,83
Periophthalmus	1,82	1,41
Rana temporaria	1,78	1,54
Boa constrictor	2,17	1,48
Chelone midas	4,0	1,5
Nisus	2,75	1,19
Struthio camelus	2,90	1,38
Bubo spec.	3,00	1,77
Tinnunculus	2,25	1,05
Petrogale penicillata	1,73	1,29
Macropus giganteus	1,93	1,33
Aepyprymnus	1,76	1,35
Perameles	1,58	1,43
Dasypus villosus	2,40	1,60
Cavia cobaya	2,06	1,54
Lepus cuniculus	2,0	1,24
Cricetomys	1,55	1,5
Sus scrofa	2,0	1,24
Equus bruchelli	2,03	1,05
Capra	2,05	1,16
Felis leo	1,94	1,30
Homo	2,64	1,25
Phoca vitulina	2,50	1,56
Odobaenus rosmarus	3,11	2,01
Phocaena communis	2,62	1,71
Delphinapterus leucas	3,13	1,47
Balaenoptera physalus	2,60	1,90

Die Fischlinse ist ganz starr, fast glashart, die Vogellinse ungemein weich, fast von gallertiger Konsistenz. Diese Unterschiede sind wohl mit Recht auf die verschiedene Art (s. u.) und den verschiedenen Umfang der Akkommodation bei den verschiedenen Tieren und Tiergruppen bezogen worden.

Eine Fischlinse, die überhaupt keine akkommodativen Formänderungen erleidet, braucht natürlich nicht so nachgiebig zu sein wie eine Vogellinse, die den raschen Kontraktionen der quergestreiften Akkommodationsmuskeln mit raschen Formänderungen folgen muss. Die Linsen der Amphibien und Säugetiere zeigen sehr verschiedene Übergänge zwischen den beiden Extremen.

Der Bau der Linse.

§ 80. Kein Gebiet der vergleichenden Anatomie des Auges, ja der vergleichenden Anatomie überhaupt, ist so gründlich durchgearbeitet, wie die vergleichende Anatomie der Linse. Durch die grundlegenden umfassenden Arbeiten Rabl's wissen wir in diesem Gebiete heute schon soweit Bescheid, dass es möglich ist, nur aus dem Bau der Linse die systematische Stellung, die Familie, Gattung, ja die Species zu diagnostizieren, der ihr Besitzer angehört.

Das Hauptinteresse der folgenden Darstellung des Linsenbaues liegt nicht in der funktionellen Deutung der Befunde. Es ist in weitem Umfange für die Funktion einer Linse gleichgültig, ob sie aus 100 oder aus 3800 Radiärlamellen aufgebaut ist, ob die Epithelgrenze im Äquator oder an der Rückseite liegt, wie sich die Kerne beim Übergang des Linsenepithels in die Linsenfasern anordnen. Was diese Untersuchungen über die funktionell bedeutungslosen, aber absolut charakteristischen Unterschiede allgemein biologisch so außerordentlich interessant macht, das ist die Einsicht in die Fülle specifischer Gestaltungen, die die Natur schafft und mit deren ganzer Fülle sie doch nur eine und dieselbe Funktion erfüllt, in unserem Falle die Funktion der Lichtbrechung und Bilderzeugung. Die Erkenntnis, dass morphologische und physiologische Typen weit auseinander fallen, eine Thatsache, die in allen Kapiteln dieser Organologie zum Ausdruck kommt, lässt sich vielleicht nirgends so schön demonstrieren, wie im Bau der Linse.

In ihrer primitiven Anlage bildet die Linse nur einen, vom Ektoderm abgetrennten Haufen von Zellen, die von einer Kapsel umgeben sein können. Ganz dasselbe Bild erhält sich dauernd bei manchen rudimentären Augen.

So besteht die Linse des Typhlichthys subterraneus aus einem kugligen Zellhaufen von 10 μ Durchmesser, der aus wenigen großen rundlich-ovalen Zellen zusammengesetzt ist und keine Linsenkapsel hat. Beim Groten-Olm (Proteus anguineus) kommt es zwar im Larvenleben zur Bildung einer zelligen Linse mit Kapsel, aber im weiteren Verlauf des Lebens zerreißt die Kapsel, die Linsenzellen werden aufgelöst und der Raum, den die Linse einnahm, durch Bindegewebe aus dem Glaskörper ersetzt.

Siphonops annulatus zeigt den rein zelligen Zustand der Linse sehr gut. Eine dünne Kapsel umschließt ein Gebilde, an dem schon ein Unterschied zwischen dem vorderen Linsenepithel und den Zellen zu erkennen ist, die bei anderen Tieren zu den Linsenfasern werden, diese selbst aber fehlen hier noch gänzlich. Auf einem ähnlichen Stadium finden wir die Linse vom Typhlops vermicularis.

Einen Übergang zu normalen Linsen bildet die Linse des Maulwurfs, bei der schon das Auswachsen in Fasern bei manchen Exemplaren vorkommt.

Bei allen Linsen, die eine höhere Stufe der Ausbildung erreicht haben, besteht ein scharfer Gegensatz zwischen Linsenepithel und Linsenfasern, und überall findet sich eine Zone, in der diese beiden Gebilde ineinander übergehen, die Übergangszone, die nach Lage und Gestalt viele Verschiedenheiten zeigt.

Die ganze Linse ist umhüllt von der Linsenkapsel. Dieses Gebilde erscheint entweder als ein strukturloses Häutchen, oder lässt eine Schichtung erkennen.

Letztere ist z. B. zu sehen unter den Selachiern bei Mustelus, unter den Mammalien beim Fuchs, wo Rabl 26 Schichten zählte, oder beim Pferd, das 22—24 hat.

Die Dicke der Kapsel ist nicht nur bei verschiedenen Species, sondern auch bei demselben Tier in verschiedenen Gegenden der Linse verschieden. Die dickste dürfte wohl Balaenoptera physalus haben, bei dem sie 60 μ dick ist.

Bei den Selachiern verdickt sie sich von der Vorderfläche aus gegen den Äquator und wird hinter dem Äquator sehr dünn. Die Werte betragen z. B. für Mustelus:

in der Mitte der Vorderfläche 12 μ
am Äquator . . . . . . 16 μ
in der Mitte der Hinterfläche 4 μ.

Bei den Reptilien ist die Kapsel gleichfalls über dem vorderen Epithel und über dem Ringwulst dicker, wie über der Hinterfläche, im ganzen ist sie außerordentlich dünn ebenso bei den Vögeln, z. B. beträgt die Dicke beim

Habicht auf der Vorderfläche 4 μ
auf der Hinterfläche 2 μ

im Bereich des Ringwulstes, 2, 3 oder 4 μ je nach dem Abschnitt. Auch bei den Säugetieren herrscht im allgemeinen die Regel, dass die Dicke der Kapsel in demselben Maße abnimmt, wie das Epithel an Dicke zunimmt, nur die Linsenkapsel der Primaten zeigt eine auffallende Abweichung. Sie wird gegen den Äquator dünner, verdickt sich dann hinter dem Äquator in einer Zone und wird gegen den Hinterpol wieder dünn. Die Zone, in der die Kapsel verdickt ist, hat bei den verschiedenen Arten eine ungleiche Breite (Rabl).

§ 81. Von dem vorderen Linsenepithel ist auf Querschnittbildern nicht viel mehr zu erkennen, als dass es eine flache Zellenschicht darstellt, deren Elemente gegen die Übergangszone hin höher werden. So beträgt

die Höhe am vorderen Linsenpol z. B. bei Säugetieren ca. 1 μ (Maus), 2 μ (Fuchs, Hund), bis 7 μ (Pferd, Eichhörnchen), im Äquator 5 μ (Maus), bis 17 μ (Gemse).

Nur beim Finwal wird das Epithel an manchen Stellen mehrschichtig, nämlich in der Gegend der Übergangszone, wo zwei Zelllagen übereinander liegen und durch eine einschichtige Zone getrennt in einem Gürtel, der vor dem Äquator liegt. Hier ist das Epithel sogar dreischichtig (Pütter).

Wesentlich interessanteres lehrt die Betrachtung der Flächenbilder.

Rabl fand, dass die Zellareale am vorderen Linsenpol am größten sind und, parallel mit der größeren Dicke des Epithels, gegen den Äquator hin eine Verkleinerung erfahren. Das ist ganz generell bei allen untersuchten Linsen der Fall.

Ferner aber ist die Anordnung der Zellen von besonderem Interesse. Während im Linsenscheitel kein System in der Lagerung der Zellen zu finden ist, wird ihre Anordnung gegen die Übergangszone hin ganz regelmäßig, die Zellen ordnen sich zu meridionalen Reihen.

Die Ausbildung dieser Zone der meridionalen Reihen ist überall nachweisbar, nur bei den rudimentären Linsen fehlt sie. Ihre Breite ist verschieden. Bei den Selachiern ist sie 12 bis 15 Zellen breit. Unter den Säugetieren haben die Ungulaten die breitesten Zonen der meridionalen Reihen, beim Schwein und Rind liegen 16 bis 20 Zellen hintereinander in jeder meridionalen Reihe.

Die Reihen sind der Ausdruck einer radiären Struktur, die im Aufbau des Linsenkörpers ganz allgemein zu Tage tritt. Die Radiärlamellen der Linsenfasern entstehen direkt als Fortsetzungen der meridionalen Zellreihen.

Der Bezirk, in dem die Zellen des Linsenepithels ihre Umwandlung in Linsenfasern vollziehen, die Übergangszone, ist reich an verschiedenartigen Gestaltungen.

Zunächst ist der Bezirk, in dem dieser Übergang erfolgt, in bezug auf die ganze Linse sehr verschieden gelagert. Bei Selachiern und Teleostiern reicht das Linsenepithel weit auf die Hinterfläche, die Epithelgrenze liegt weit hinter dem Äquator. Nicht immer reicht das Epithel in allen Meridianen gleich weit. Oben und unten greift es weiter nach hinten über als nasal und temporal, so dass ein elliptischer Raum frei bleibt, dessen große Achse horizontal steht (Rabl).

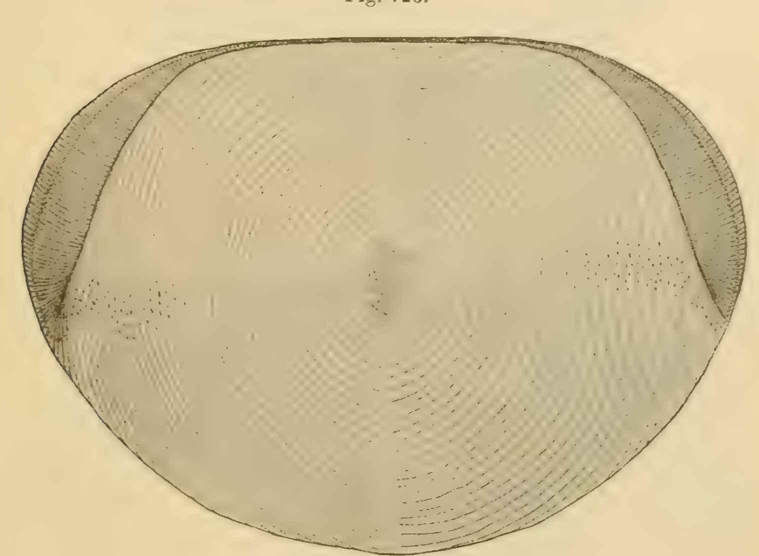
Bei jungen Amphibienlarven liegt die Epithelgrenze gleichfalls weit hinter dem Äquator, bei erwachsenen Tieren dagegen hat sie die Lage, die überhaupt die verbreitetste zu sein scheint, sie liegt im Linsenäquator. Das galt auch für die Säugetiere als ganz allgemeine Regel (Rabl), bis sich herausstellte, dass unter den Wassersäugetieren Linsen vorkommen, die, was die Lage der Epithelgrenze anlangt, ganz den Fischlinsen gleichen, insofern die Grenze weit hinter dem Äquator liegt. Bei allen untersuchten

Pinnipediern und Denticeten liegt die Übergangszone mehrere mm hinter dem Äquator und, nach den Befunden an jungen Sirenenembryonen (Manatus latirostris) scheint auch hier diese Abweichung vom Säugetiertypus vorzukommen. Eine funktionelle Bedeutung ist nicht dafür einzusehen, aber auch das wachstumsphysiologische Moment, dass Fischlinsen sowohl, wie die Linsen der Pinnipedier und Denticeten fast genau kuglig gestaltet seien, ist nicht als vollständige Erklärung ausreichend, denn die Bartenwale haben, trotz stark der Kugelform genäherter Linsen, die Epithelgrenze im Äquator.

Es ist dies ein ausgezeichnetes Beispiel weitgehender Konvergenz (Pütter).

§ 82. Eine ganz eigenartige Umbildung des Linsenepithels stellt der Ringwulst der Sauropsidenlinsen dar.

Fig. 125.

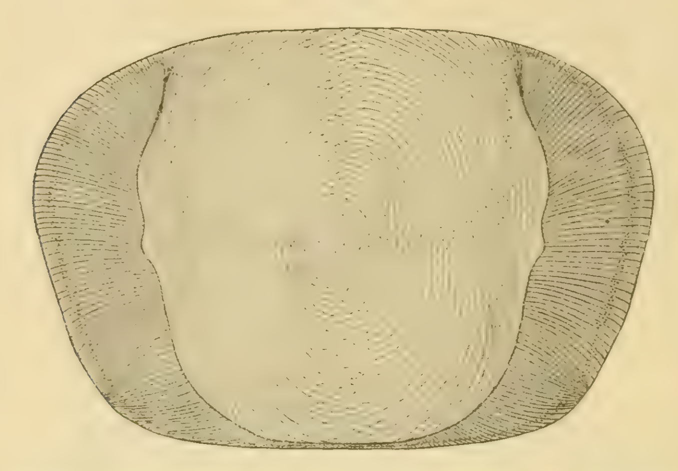


Linse von Lacerta viridis. Nach Rabl.

Seine Anfänge können wir schon bei den Krokodilen finden. Beim Alligator hat das Linsenepithel große Ähnlichkeit mit dem des Frosches, nur werden die Zellen im Äquator fast dreimal so hoch. Sie erreichen eine Höhe von ca. 60 μ und dieser Bezirk verdickten Epithels stellt den Anfang der Bildung eines Ringwulstes dar. Die Schildkröten bieten ganz ähnliche Verhältnisse, hier erreicht bei Testudo graeca das Epithel in der Zone des Ringwulstes schon 110 μ Dicke. Auch bei Hatteria ist die Anlage des Ringwulstes deutlich.

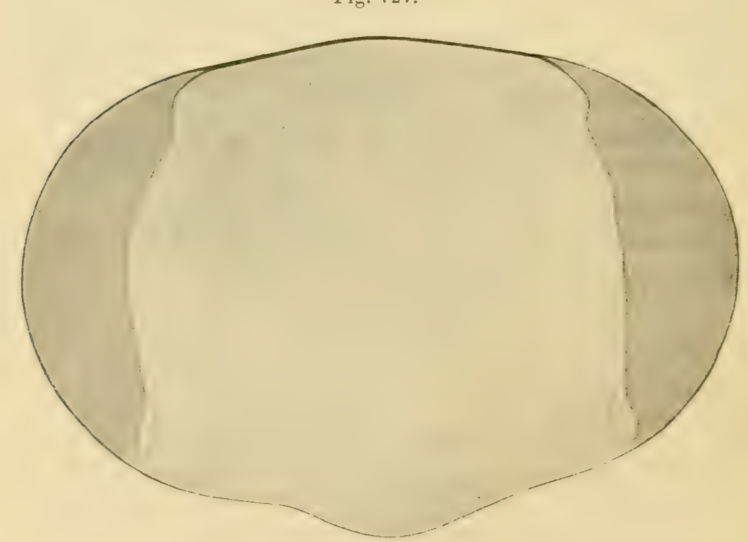
Eine recht erhebliche Ausbildung findet er bei den Eidechsen, wo er bei Lacerta viridis eine Dicke von 250 μ aufweist; er ist hier der Linse

Fig. 126.



Linse von Chamaeleo vulgaris zeigt die Entwicklung des Ringwulstes. Nach Rabl.

Fig. 127.



Linse vom Hühnerhabicht. Nach Rabl.

nicht direkt von außen, sondern von außen und vorne aufgesetzt, die größte Dicke liegt vor dem Äquator (s. Fig. 125).

Gleich hier sei bemerkt, dass der Ringwulst, wie dick er auch werden mag, stets die Umbildung eines einschichtigen Epithels darstellt, wie aus seinem Bau (s. u.) und seiner Entwicklung ersichtlich.

Den bei weitem stärksten Ringwulst unter allen Reptilien besitzt das Chamäleon Fig. 126). Hier liegt, gleichfalls im Gegensatz zu den übrigen Reptilien, die größte Dicke hinter dem Äquator, sie beträgt 580 μ. Die Stärke nimmt nach vorne sehr langsam, nach hinten sehr rasch ab.

Um die relative Größe des Ringwulstes darzustellen, hat Rabl zwei Daten gegeben. Zunächst das Verhältnis der größten Dicke des Ringwulstes zum Äquatorialdurchmesser der Linse, diesen gleich 100 gesetzt. Um aber das Verhältnis der Linsenfasermasse zur Masse des Ringwulstes besser zum Ausdruck zu bringen, bediente er sich einer bekannten Methode der praktischen Geometrie. Er zeichnet einen Meridionalschnitt der Linse auf Karton, trägt den Ringwulst ein, schneidet die Zeichnung aus und wiegt die einzelnen Teile. Aus den Gewichten ergiebt sich das Verhältnis des Ringwulstes zur ganzen Linse.

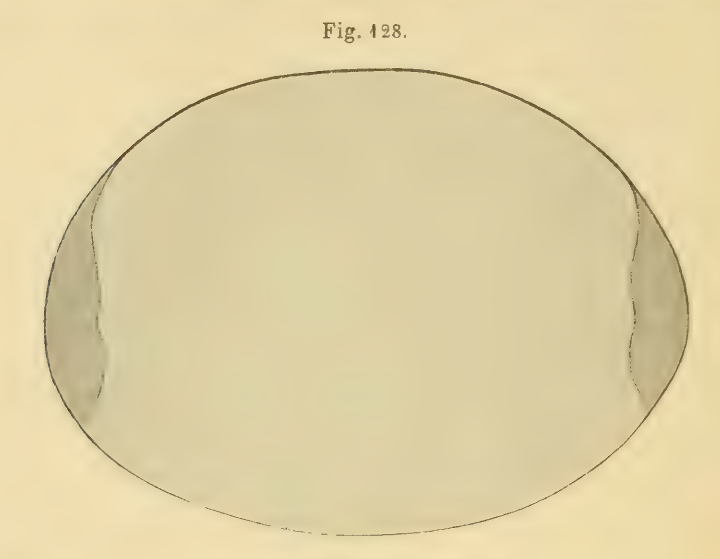
Die folgende Tabelle enthält beide Daten:

	Verhältnis der Dicke des Ringwulstes zum Linsendurchmesser	Fläche des Ringwulstes auf Meridionalschnitt zu der ganzen Linse
Alligator mississipiensis .	1,66 : 100	
Testudo graeca	4,94 : 100	4,95 : 100
Anguis fragilis	7,9 : 100	6,66 : 100
Lacerta viridis	12,88 : 100	9,84 : 100
Pseudopus pallasii . . .	14,28 : 100	10,26 : 100
Chamaeleo vulgaris . .	33,73 : 100	18,12 : 100

Eine eigenartige Stellung nehmen die Schlangen ein, denen der Ringwulst völlig fehlt. In bezug auf das Verhalten ihres Linsenepithels sind zwei Gruppen zu unterscheiden. Als Vertreter der ersten fand Rabl die kleinäugige Rollschlange (Eryx jaculus), bei der das Epithel keinerlei Besonderheiten zeigt, in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten und nach dem Äquator zu etwas dicker ist, ohne aber hier auch so dick wie etwa bei Siredon zu werden, also ohne jede Andeutung einer Ringwulstanlage. Die zweite Gruppe bildet die Nattern und Vipern, bei ihnen ist das Epithel gerade da, wo es bei allen anderen Wirbeltieren am dünnsten ist, in der Mitte der Vorderfläche, am dicksten. Die Dicke beträgt z. B. bei Tropidonotus natrix (Ringelnatter) im Maximum 100 μ, bei der Zornnatter (Zamenis viridiflavus) 120 μ, oder in Teilen der Achse ausgedrückt bei der letzteren Form 5,21 : 100.

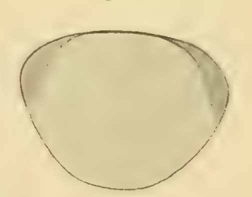
Die Schlangen sind die einzigen Sauropsiden ohne Ringwulst, bei den Vögeln wird er überall in deutlicher, vielfach in extrem starker Entwicklung angetroffen. Auch hier giebt Rabl eine Fülle von Zahlenmaterial, das einen ausgezeichneten Überblick über die Gestaltung dieses Gebildes liefert.

Fig. 128.



Linse vom Steinkäuzchen. Nach Rabl.

Fig. 129.



Linse des Wellensittich. Nach Rabl.

Fig. 130.



Linse des Mauerseglers. Nach Rabl.

Die absolute Breite und Dicke des Wulstes wechselt ungeheuer, ebenso das Verhältnis beider Werte. So beträgt die Breite beim Kiwi (Apteryx australis) 0,43 mm, bei Melopsittacus undulatus (Wellenpapagei) 1,1 mm, bei Fringilla coelebs 1,525, bei Alauda arvensis 2,08, bei Cypselus apus 2,65 und bei Corvus corone 2,90 mm, die Dicke ist gleichfalls bei Apteryx am geringsten, 0,07 mm, bei Gallus domesticus beträgt sie 0,51, bei Garrulus glandarius 0,75, bei Astur palumbarius 1,335 und bei Cypselus apus 1,18.

Eine Gesamtübersicht giebt die folgende Tabelle, die das Verhältnis von Breite und Dicke angiebt, aus dem die großen Unterschiede der Form zu erkennen sind, indem die Ringwülste bald wie dünne Schalen (Otus sylvestris 1 : 7,28), bald wie dicke Gürtel (Cypselus apus 1 : 2,25) die Fasermasse der Linse umfassen.

Die Werte für das Verhältnis der Dicke des Wulstes zum Linsendurchmesser und seiner Fläche zur Fläche des Meridionalschnittes der Linse sind wie bei den Reptilien gewonnen.

	Verhältnis von Dicke und Breite des Ringwulstes 1 : x	Dicke des Ringwulstes zum Linsendurchmesser x : 100	Fläche des Ringwulstes zur Fläche des Meridionalschnittes der Linse x : 100
Anser cinereus	5,29	5,1	3,64
Anas boschas	4,79	6,0	4,93
Athene noctua	3,87	15,3	8,75
Melopsittacus undulatus .	4,15	10,6	10,54
Gallus domesticus . . .	3,51	10,2	11,23
Tetrao tetrix	3,98	9,0	11,32
Columba livia	2,94	13,33	15,6
Corvus corone	3,41	12,7	19,34
Garrulus glandarius . .	3,46	13,6	20,96
Astur palumbarius . . .	3,43	15,3	24,16
Fringilla coelebs . . .	2,93	15,3	24,67
Alauda arvensis . . .	2,68	19,8	31,85
Hirundo riparia	4,00	19,23	37,1
Cypselus apus	2,25	23,6	39,94

Wie diese Tabelle lehrt, haben die Tagraubvögel einen viel stärkeren Ringwulst wie die Nachtraubvögel, z. B. ist der des Habichts im Vergleich zu den zugehörigen Linsen 2,76 mal größer, wie der des Steinkauzes. Die Singvögel haben durchweg einen mächtigen Ringwulst, den mächtigsten hat die Lerche, die hierin schon einen Übergang zu den Schwalben und Seglern herstellt, die die mächtigsten Ringwülste unter allen Vögeln besitzen. Die Ringwülste sind hier sehr unsymmetrisch gestaltet und bewirken die, einer Wirbeltierlinse so völlig unähnliche, fast keilförmige Gestalt. Die Areale des dünnsten und des dicksten Ringwulstquerschnittes verhalten sich

bei Hirundo ungefähr wie 1 : 1,34,
bei Cypselus apus wie 1 : 1,74.

Bei beiden ist der Äquatorialdurchmesser nicht der längste, dieser geht vielmehr schief gegen die hintere Linsenfläche (Rabl 160).

§ 83. Welche Funktion hat diese eigentümliche Bildung? Zunächst kann negativ das eine festgestellt werden, dass der Ringwulst nichts mit der Funktion der Lichtbrechung zu thun hat, denn er liegt überall bedeckt von der Iris, dem Lichte unzugänglich.

Der Ringwulst findet sich nur bei Sauropsiden, bei den Tieren, deren Akkommodationsmuskulatur quergestreift ist, deren Akkommodationsakt sehr rasch abläuft. Sollte er etwas mit der Akkommodation zu thun haben?

Über den Mechanismus seiner Wirksamkeit wissen wir nichts, aber die folgenden biologischen Beziehungen, die Rabl hervorhebt, machen es höchst wahrscheinlich, dass wir in dem Ringwulst ein Akkommodationsorgan zu sehen haben.

Der Ringwulst ist um so kräftiger entwickelt, je rascher die Verschiebung des Netzhautbildes bei den Tieren erfolgt. Er steht also zunächst bei den Vögeln in enger Beziehung zur Fluggeschwindigkeit.

Den kleinsten Ringwulst unter allen untersuchten Carinaten haben die langsamsten: Hausente und Hausgans, den größten die pfeilschnellen Schwalben und Segler. Rabl stellt die Proportionen der Größe der Ringwülste und der Fluggeschwindigkeiten zusammen. Nach Marey können wir folgende Fluggeschwindigkeiten annehmen:

Taube 27 m, Schwalbe 67 m, Segler 88 m.

Die entsprechenden Zahlen für die Größe der Ringwülste sind: 16:35:40.

Auch bei den Reptilien gilt die Beziehung zur Bewegungsgeschwindigkeit im allgemeinen. Krokodile und Schildkröten haben kleinere Ringwülste als die raschen Eidechsen.

Beim Chamäleon mit seinem ungemein starken Ringwulst erfolgt die rasche Verschiebung der Netzhautbilder nicht durch rasche Eigenbewegungen des Tieres, sondern durch die rasche Bewegung der Beute, der Insekten, die zwischen den Zweigen, auf denen es sitzt, umherschwirren. An dem sonst so trägen Chamäleon ist das Auge fast permanent in Bewegung, das Auge und die Zunge sind die einzigen schnellen Organe, die es besitzt.

Ein weiteres Moment, das für die Bedeutung des Ringwulstes für die Akkommodation spricht, ist sein Verhalten bei Nachttieren. Wie wir sehen werden (s. u.), ist es eine ganz allgemeine Regel, dass im Dunkeln nicht oder nicht nennenswert akkommodiert wird, und dementsprechend finden wir an den oft so großen Linsen nächtlicher Tiere nur geringe Ringwülste, so beim Gecko und den Nachtraubvögeln, den Eulen.

Offenbar steht aber der Ringwulst nur zu der Form der Akkommodation in Beziehung, die durch Gestaltsveränderung der Linse erfolgt. Eine Ordnung der Reptilien hat einen anderen Akkommodationsmechanismus, die Schlangen (s. u.), und dementsprechend sind dies auch die einzigen Reptilien, die keinerlei Ringwulst besitzen.



Fig. 1.
Meridionalschnitt durch den Ringwulst und die Kernzone der Linse von Lacerta viridis. Vergr. 97 mal nach Rabl.

Fig. 3.
Fasern aus der Mitte des Ringwulstes vom Pseudopus pallasii. Vergr. 570 fach nach Rabl.

Fig. 2.
Meridionalschnitt durch den Ringwulst und die Kernzone der Linse eines jungen Exemplares von Emys europea. Vergr. 97 mal nach Rabl.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Auch aus dem Bau des Ringwulstes (s. u.) ergiebt sich eine enge Beziehung zu den Akkommodationseinrichtungen.

§ 84. Wie mächtig sich auch der Ringwulst entwickeln mag, er behält, morphologisch betrachtet, stets den Wert eines einschichtigen Epithels, das nun natürlich die tiefgreifendsten Umgestaltungen erfährt.

Bei den Eidechsen bereits macht sich eine erhebliche Gestaltsveränderung der Zellen des Linsenepithels geltend, die eine Umbildung zu Ringwulstfasern erfahren. Jede derart faserartig langgestreckte Zelle reicht von der äußeren bis zur inneren Oberfläche durch, sie muss aber an den verschiedenen Stellen ihres Verlaufes verschieden dick sein, da ja der Raum, der von der gleichen Zahl ausgefüllt werden soll, sehr wechselt, und dementsprechend zeigen die Ringwulstfasern vielfach spindelförmige Auftreibungen oder kolbenartige Verdickungen. Die Auftreibungen wechseln mit dünnen Stellen ab, in die sich die Spindeln oder Kolben der benachbarten Fasern hineinlegen (s. Tafel 6, Fig. 1—3).

Am vielgestaltigsten wird der Bau des Ringwulstes bei den Vögeln, hier besteht er stets aus drei Zonen. In der ersten, die aus prismatischen Zellen von gleicher Breite besteht, nimmt die Zelllänge nach hinten immer mehr zu und stellt so den Übergang her zwischen dem vorderen Linsenepithel und der Hauptmasse des Ringwulstes, die aus den beschriebenen, vielfach mit Spindeln und Kolben versehenen Ringwulstfasern besteht. Der dritte Abschnitt vermittelt den Übergang zu den Linsenfasern, und seine Elemente sind dementsprechend sehr verschiedenartig gelagert und gestaltet. Auf alle die zahlreichen Einzelheiten im Bau kann hier nicht eingegangen werden, Rabl zeigt auch hier wieder die Fülle specifischer Gestaltung (s. Tafel 7, Fig. 1 u. 2).

Eine Struktur, die ziemlich verbreitet vorkommt, scheint noch funktionelle Bedeutung zu haben, es ist die Anordnung der Elemente des Ringwulstes, die Rabl als Wirbelbildung bezeichnet. Unter den Reptilien fand sie sich deutlich bei Testudo graeca. Hier hat die Oberfläche des Ringwulstes entsprechend jedem einzelnen Ciliarfortsatz einen seichten aber deutlichen Eindruck, und die Zellen des Ringwulstes sind so geordnet, dass sie mit ihren unteren Enden gegen die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ciliarfortsätzen konvergieren.

Viel stärker tritt diese Wirbelbildung bei Vögeln auf, z. B. bei der Taube. Außer den Eindrücken an der Oberfläche ist hier die Anordnung an der Lage der Kerne sehr deutlich zu erkennen, deren Schicht wellenartige Biegungen macht, wobei die Wellenberge den Zwischenräumen zwischen den Ciliarfortsätzen, die Wellenthäler der Mitte der Ciliarfortsätze entsprechen. In der Tiefe des Ringwulstes entsprechen den Wellenbergen, d. h. den Zwischenräumen zwischen den Ciliarfortsätzen, radiäre

Spalten, gegen welche die Kolben und Spindeln der Ringwulstfasern konvergieren.

Rabl interpretiert diese Bildung dahin, dass er annimmt, die Ciliarfortsätze übten einen Druck auf den Ringwulst aus, dessen Wirkung in der Wirbelbildung zum Ausdruck kommt. Ein derartiger Druck würde bei der Akkommodation stattfinden, und wir kommen so auch bei Betrachtung des Baues zu dem Resultat, dass der Ringwulst ein Akkommodationsorgan sein muss, auch wenn wir den Modus seines Wirkens nicht kennen (s. Tafel 7, Fig. 2).

§ 85. Die Hauptmasse der Linse baut sich aus den Linsenfasern auf. Auch über ihre Anordnung sind wir erst durch Rabl's Forschungen unterrichtet worden. Die alte, nunmehr historische Auffassung lehrte, dass die Linse aus einer Reihe von Kugelschalen aufgebaut sei, einer Zwiebel ähnlich. Dem gegenüber gelang Rabl der Nachweis, dass die Zusammensetzung aus Kugelschalen nur eine scheinbare ist, dass das Grundelement des Aufbaues der Linse vielmehr die Radiärlamelle sei, dass also zum Vergleich besser die Apfelsine als die Zwiebel brauchbar sei.

An jeder vollentwickelten Wirbeltierlinse unterscheidet Rabl drei Gebiete. Die Centralfasermasse, die Masse der Hauptfasern und die Masse der Übergangsfasern.

Die Centralfasern sind die entwicklungsgeschichtlich ältesten Fasern, sie entstehen ohne eine typische Anordnung durch Umwandlung der linsenbildenden Ektodermzellen schon in frühen Stadien der Embryonalentwicklung. In diesem Zustande besteht die Linse nur aus Centralfasern und Linsenepithel, die in der Übergangszone in Verbindung treten. Zwischen beiden Teilen besteht häufig ein Hohlraum, ein Rest des Linsensäckchens, wo es zur Ausbildung eines solchen kommt, der zu einem Spaltraum verkleinert sein kann.

Dieses Bild einer auf niederer Entwicklungsstufe stehenden Linse treffen wir auch bei erwachsenen Tieren an. Bei Petromyzon planeri z. B. bleibt der erwähnte Spaltraum zwischen Epithel und Fasermasse dauernd bestehen.

Das Stadium der Entwicklungsgeschichte, das durch das alleinige Vorhandensein der Centralfasern charakterisiert ist, wird durch die Linse des Maulwurfs repräsentiert, bei dem nie eine Spur der Anordnung der Fasern in radiärer Richtung hervortritt, dementsprechend fehlt hier auch im Linsenepithel jede Spur einer Andeutung von meridionalen Reihen, die wir als den Ursprung der Radiärlamellen oben bereits kennen lernten.

Geht die ontogenetische Entwicklung einen Schritt weiter, so ordnen sich die Zellen des Linsenepithels zu meridionalen Reihen, und es entsteht zwischen den Linsenzellen und den Centralfasern ein Gebiet, das Rabl die



Fig. 1.

Stück eines Meridionalschnittes durch den Ringwulst des Hühnerhabichts (Astur palumbarius).
Vergr. 110 mal nach Rabl.

Fig. 2.

Stück eines Äquatorialschnittes durch den Ringwulst des Mauerseglers (Cypselus apus). Vergr. 130 fach nach Rabl.
cf Ciliarfortsätze, durch deren Ansatz die Anordnung der Fasern des Ringwulstes bestimmt wird.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Zone der Übergangsfasern nennt und in der, bei mannigfach wechselnder Gestaltung der Fasern, sich die Ordnung zu Radiärlamellen vollzieht.

Auch dieses entwicklungsgeschichtliche Stadium wird von erwachsenen Wirbeltieren repräsentiert, von den Fledermäusen, bei denen Centralfasern und Übergangsfasern vorhanden sind, aber keine Radiärlamellen.

Außer den rudimentären Linsen aber haben alle Wirbeltierlinsen wohl entwickelte Radiärlamellen, die in ihrer Ausbildung wieder ungemein charakteristisch für die einzelnen systematischen Kategorien, für Klassen, Ordnungen, Familien, ja Gattungen und selbst Species sind.

Was in erster Linie typisch für den Aufbau einer Linse ist, das ist die Zahl der Radiärlamellen, die Rabl durch umfassende Zählungen festgelegt hat.

Aus seinen zahlreichen Angaben ist die folgende Tabelle zusammengestellt, die Material zu mancherlei Betrachtungen liefert.

Zahl der Radiärlamellen der Wirbeltierlinse.

Art	Zahl
I. Selachier.	
Chimaera monstrosa	3880
Pristiurus melanostomus	2900
Mustelus laevis	2820
Acanthias vulgaris	1747
Spinax niger	1172
Raja asterias	1211
II. Amphibien.	
Triton cristatus	100
Siredon pisciformis	154
Salamandra maculosa	221
Hyla arborea	529
Bufo variabilis	591
Rana esculenta	705
Rana fusca	916
III. Reptilien.	
Alligator mississipiensis	955
Emys europaea	241
Testudo graeca	199
Hatteria punctata	287
Platydactylus mauritanicus	260
Lacerta viridis	139
Pseudopus pallasii	190
Gongylus ocellatus	103
Anguis fragilis	93
Chamaeleo vulgaris	174
Eryx jaculus	201
Python molurus	1100
Tropidonotus natrix	244
Zamenis viridiflavus	276
Elaphis quaterradiatus	315
IV. Vögel.	
Melopsittacus undulatus	336
Palaeornis torquatus	520
Carduelis elegans	358
Fringilla coelebs	433
Emberiza hortulana	434
Pyrrhula vulgaris	478
Hirundo urbica	485
Cypselus apus	486
Alauda arvensis	508
Hirundo rustica	512
Garrulus glandarius	787
Corvus corone	854
Gallus domesticus	666
Tetrao tetrix	714
Anser cinereus domest.	809
Anas boschas domest.	807
Columba livia domest.	627
Astur palumbarius	ca. 1180
Athene noctua	1550—1600
Otus sylvestris	2460

V. Säugetiere.

Art	Zahl
Mus musculus	646
Mus rattus	1273
Sciurus vulgaris	1286—1332
Lepus cuniculus	2444—2569
Lepus timidus	2816—3061
Sus scrofa domest.	2503—2722
Ovis aries	3105
Rupicapra rupicapra	3320
Cervus capreolus	3387
Bos taurus	3950
Equus caballus	4300
Canis familiaris	2894—3330
Mustela martes	ca. 2070
Canis vulpes	3168
Felis domestica	3411—3623
Macacus rhesus	1784
Inuus erythraeus	1740
Cynocephalus babuin	1578
Homo sapiens	2111—2258

§ 86. Welche Momente die Anzahl der Radiärlamellen bestimmen, ist fast völlig dunkel. Wir müssen in erster Linie die negative Feststellung machen, dass funktionelle Momente in der Ausbildung einer größeren oder geringeren Zahl von Radiärlamellen nicht zu erkennen sind. Es ist auch bei dem gleichstarken Brechungsvermögen der glatten Linsenfasern, die eine zur Centralfasermasse konzentrische Schicht bilden, für die Lichtbrechung ganz gleichgültig, ob viele oder wenige Fasern die Schicht zusammensetzen. Bedingung für ihre optische Funktion ist nur die möglichst vollkommene Durchsichtigkeit. Für die akkommodative Funktion kommen andere Momente in Betracht (s. u.), die sich aber nicht auf die Zahl der Radiärlamellen beziehen. Gerade derartige, funktionell gleichgültige Momente, wie die Zahl der Radiärlamellen, versprechen uns einmal tiefere Blicke in das specifisch bestimmte Walten des Wachsens und der organischen Gestaltung überhaupt.

Zurzeit können wir nur zwei Momente mit einigem Material beleuchten. Zunächst die Frage der Abhängigkeit von Linsengröße und Lamellenzahl. Es liegt ja sehr nahe, anzunehmen, dass eine Linse eben mehr Lamellen hat, wenn sie groß, weniger, wenn sie klein ist. Das trifft aber nur in höchst beschränktem Maße zu.

Zwar hat unter den Amphibien die kleinste Linse (Triton 1,36 mm Äquatorialdurchmesser) die geringste Lamellenzahl (100), und ebenso unter den Reptilien (Anguis fragilis 1,2 mm, 93 Lamellen), Vögeln (Melopsittacus 2,5 mm, 336 Lamellen) und Säugetieren (Maus 646 Lamellen), aber unter den Selachiern trifft das nicht zu, und Raja asterias mit der kleinsten Linse (4,5 mm Durchmesser) hat mehr Lamellen (1211) wie Spinax niger (1172), dessen Linse erheblich größer ist (6,1 mm Durchmesser).

Auch in bezug auf die größte Linse geht es ähnlich. Bei Selachiern, Amphibien, Reptilien und Säugetieren ist die größte Linse auch die lamellenreichste, nämlich:

Chimaera	13,3 mm	Durchmesser	388	Lamellen
Rana fusca	4,2 »	»	916	»
Alligator	3,6 »	»	955	»
Equus	20,1 »	»	4300	»

Aber bei den Vögeln hat von den untersuchten Formen Corvus corone die größte Linse mit 9,2 mm Durchmesser, steht dagegen mit 854 Lamellen

Fig. 131.

Pferd
Schwein
Reh
Gemse
Schaf
Rind
Hase
Kaninchen
Meerschweinchen
Ratte
Maus
Eichhörnchen
Hund
Fuch
Marder
Katze
Macacus
Inuus
Cynocephalus
Mensch a)
Mensch b)
Mensch c)

Faserbreite der Säugetierlinsen. Nach Rabl. Vergr. 250 fach. Es sind jedesmal 10 Faserbreiten aufgetragen.

Fig. 132.

Wellenpapagei
Halsbandpapagei
Gans
Ente
Haushuhn
Birkhuhn
Haselhuhn
Taube
Habicht
Steinkäuzchen
Waldente
Nussheher
Krähe
Feldammer
Gimpel
Buchfink
Stieglitz
Feldlerche
Rauchschwalbe
Uferschwalbe
Stadtschwalbe
Mauersegler

Faserbreite der Vogellinsen. Nach Rabl. Vergr. 250 fach. Es sind je drei Faserbreiten aufgetragen.

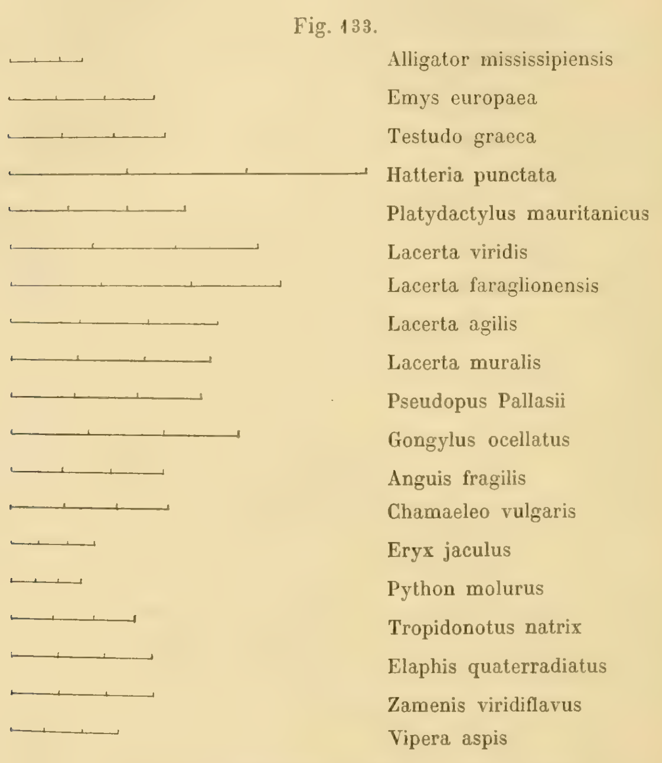
weit hinter der kleineren Linse (7,5 mm) von Otus sylvestris zurück, die 2460 Lamellen hat.

Aber auch in den Fällen, in denen die kleinste Linse am wenigsten,

die größte am meisten Lamellen aufzuweisen hat, besteht durchaus keine Proportionalität zwischen Größe und Lamellenzahl.

Nehmen wir z. B. die Säugetiere, so hat zwar das Pferd als größte Form die meisten Lamellen, aber die Zahl ist keineswegs so groß, wie sie sein müsste, wenn sie, z. B. im Vergleich mit der Maus, proportional mit der Größe zunähme, wir würden bei proportionaler Zunahme beim Pferd anstatt 4300 die Zahl von 5240 Lamellen erwarten müssen, und ebenso

Fig. 133.



Faserbreite der Reptilienlinsen. Nach Rabl. Vergr. 250 fach.
Es sind je drei Faserbreiten aufgetragen.

ist bei den Vögeln die Zunahme der Lamellenzahl der Größe nicht proportional.

Linsen von gleichem Durchmesser haben oft sehr verschiedene Zahlen, so sind die Linsen von Kaninchen und Katze etwa gleich groß, das erstere aber hat ca. $^1/_3$ weniger Lamellen als die Katze. Der Pavian hat eine Linse, die der menschlichen ungefähr an Größe gleichkommt, ihr an Lamellenzahl aber um 5—600 nachsteht.

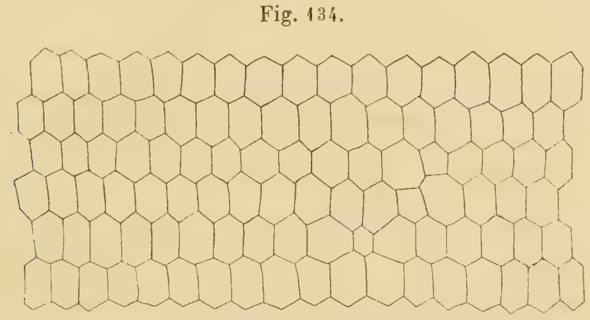
Selbst innerhalb kleiner, nahe verwandter Gruppen besteht keine gleichsinnige Beziehung zwischen Größe und Lamellenzahl. So ist die Pavianlinse

ärmer an Lamellen als die viel kleineren Linsen der Meerkatzen. Wenn also ein gewisser Einfluss der Größe nicht in Abrede gestellt werden kann, so spielt er für die charakteristische Lamellenzahl doch offenbar nur eine untergeordnete Rolle. Von einer der Größe proportionalen Zunahme ist keine Rede.

Man kann diese Beziehungen, die aus den Zahlen der Radiärlamellen abgeleitet wurden, auch aus den Angaben über die Breiten der einzelnen Linsenfasern ableiten, die Rabl macht. Da dies aber nur dieselben Thatsachen mit anderen Worten darstellen würde, kann darauf verzichtet werden. Es seien nur zur Übersicht einige Figuren nach Rabl mitgeteilt, die in anschaulicher Weise die sehr verschiedenen Linsenfaserbreiten der verschiedenen Sauropsiden zur Darstellung bringen, s. Fig. 131, 132 und 133.

Noch ein Moment können wir gelegentlich in seiner Wirksamkeit für die Ausgestaltung der Linse beobachten: die korrelative Beziehung, die zwischen den Elementen der Linse — wie anderer Augenteile auch — und

Fig. 134.



Äquatorialschnitt durch Radiärlamellen der Gemse. Nach Rabl.

generellen Eigentümlichkeiten der Gewebselemente irgend einer verwandtschaftlichen Gruppe besteht. Das beste Beispiel liefern die Amphibien in dem Unterschied, der histologisch zwischen Anuren und Urodelen besteht. Es ist eine allgemeine Erfahrung, dass die Anuren kleinere Gewebselmente haben als die Urodelen.

Auch an den Linsen äußert sich dies, indem die Urodelen ganz außerordentlich geringe Zahlen von Radiärlamellen haben. Während z. B. Hyla arborea 529 besitzt, hat Salamandra maculosa bei ungefähr gleicher Linsengröße nur 221 Lamellen.

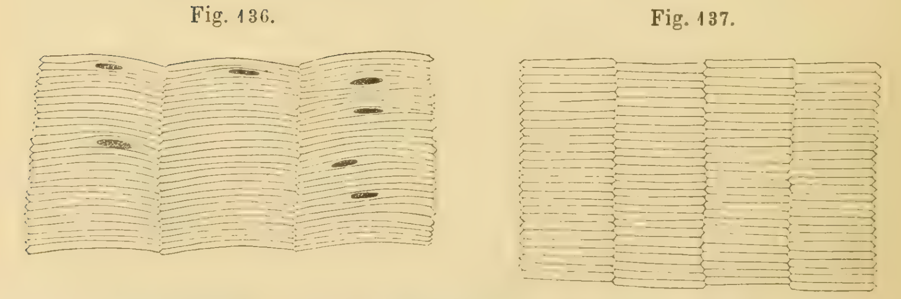
Das ist allerdings nur wenig, was wir als bestimmend für die Ausbildung der Lamellenzahl haben anführen können.

§ 87. Erschien die Zahl der Lamellen von funktionellem Standpunkte aus wenig bedeutungsvoll, so ist um so wichtiger die Gestaltung der einzelnen Linsenfasern, insofern es möglich ist, aus ihr Schlüsse auf die Beschaffenheit, vor allem auf den Grad ihrer Härte resp. auf ihre Plasticität zu ziehen.

Als typische Form gilt seit langem für den Linsenfaserquerschnitt die Gestalt des etwas abgeplatteten Sechsecks. In dieser Form finden wir die Linsenfasern bei Selachiern und Amphibien und bei verschiedenen Vertretern der anderen Wirbeltierklassen. In dieser Form machen die Fasern den Eindruck großer Starrheit und Festigkeit, man wird keine wesentlichen akkommodativen Gestaltsveränderungen bei ihnen erwarten können, und es

Fig. 135.

Fig. 136. Fig. 137.

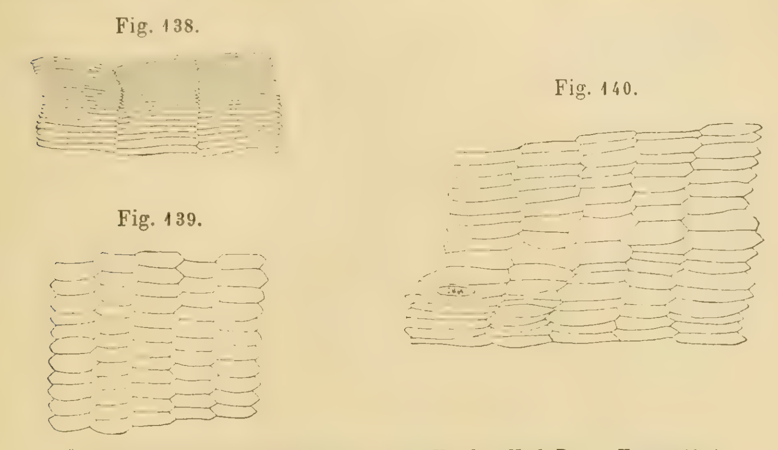


Äquatorialschnitte durch einige Radiärlamellen von Reptilienlinsen. Nach RABL.
Fig. 135. Chamaeleo vulgaris. — Fig. 136. Lacerta faraglionensis. — Fig. 137. Zamenis viridiflavus.

liegt daher nahe, anzunehmen, dass bei Tieren mit so außerordentlich regelmäßig gestalteten Linsen die Akkommodation gar nicht oder doch nicht stark entwickelt sei.

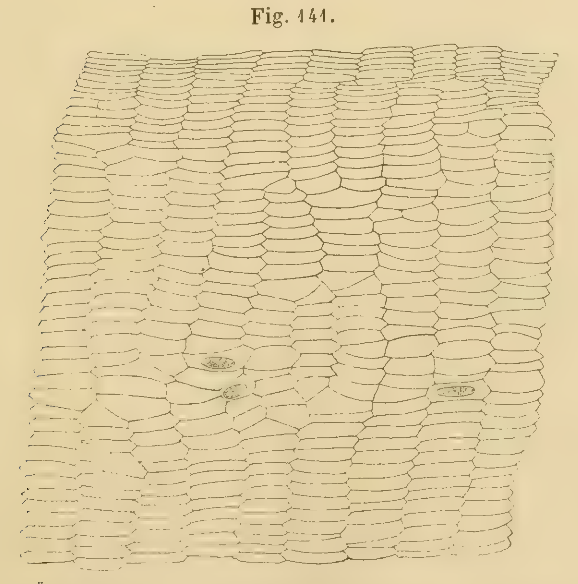
So bietet unter den Säugetieren die Gemse (Fig. 134) ein Beispiel für ungemein regelmäßige, in der Form scharf definierte Linsenfasern. Noch regelmäßiger sind die Linsen der kleinen Nager gebaut, bei denen wir auch infolge ihrer Kugelgestalt die Möglichkeit akkommodativer Krümmungsänderungen ausschließen können.

Unter diesem Gesichtspunkt scheint aber nicht verständlich, dass bei Sauropsiden die Faseranordnung meist so ungemein regelmäßig ist, die Fasern meist eine so äußerst gleichmäßige starre Gestalt zeigen (s. Fig. 136



Äquatorialschnitte durch Radiärlamellen von Vögeln. Nach Rabl. Vergr. 500:1. Fig. 138. Haushuhn. — Fig. 139. Waldeule. — Fig. 140. Mauersegler.

Fig. 141.



Äquatorialschnitt durch Radiärlamellen des Pferdes. Nach Rabl.

und 137). Für einzelne Formen dürfte man wohl Akkommodationslosigkeit voraussetzen, so für den Alligator oder die Nachtraubvögel, aber die Eidechsen akkommodieren und haben trotzdem, ebenso wie die Papageien ganz

enorm, fast schematisch regelmäßig gebaute Linsen. Die Erklärung dieses Verhaltens giebt vielleicht die Entwicklung des Ringwulstes, der ein eigenes Akkommodationsorgan darstellt (s. unten) und der jedenfalls die Verhältnisse der Sauropsidenlinse in vieler Beziehung schwer vergleichbar mit den Linsen der übrigen Wirbeltiere macht.

Kann man aus einer sehr regelmäßigen Gestaltung der Fasern nicht immer mit Sicherheit auf das Fehlen erheblicher Akkommodationsfähigkeit schließen, so ist der andere Schluss wesentlich sicherer, dass man nämlich die Formen mit stark unregelmäßigen Fasern, denen man ansieht, dass sie in verschiedenster Richtung deformiert sind, als die glücklichen Besitzer eines starken Akkommodationsvermögens ansieht.

Der Unterschied solcher Formen, die der Zahl nach nicht gar so häufig sind, gegenüber selbst nahestehenden Arten ist meist äußerst charakteristisch.

Unter den Reptilien bietet das Chamaeleo in dieser Hinsicht ein vortreffliches Beispiel. Die außerordentliche Unregelmäßigkeit (s. Fig. 135) und Vielgestaltigkeit der Form seiner Linsenfasern lässt auf einen hohen Grad von Plasticität schließen, und diese Annahme wird durch die seltene Weichheit dieser Linse vollauf bestätigt (Rabl).

Unter den Vögeln tritt, proportional der starken Entwicklung des Ringwulstes, eine Unregelmäßigkeit der Linsenfasern mehr in den Hintergrund, aber auch hier erscheint die Linse des Mauerseglers wesentlich unregelmäßiger (Fig. 140) gebaut, seine Fasern sind wesentlich plastischer als bei den übrigen Vögeln.

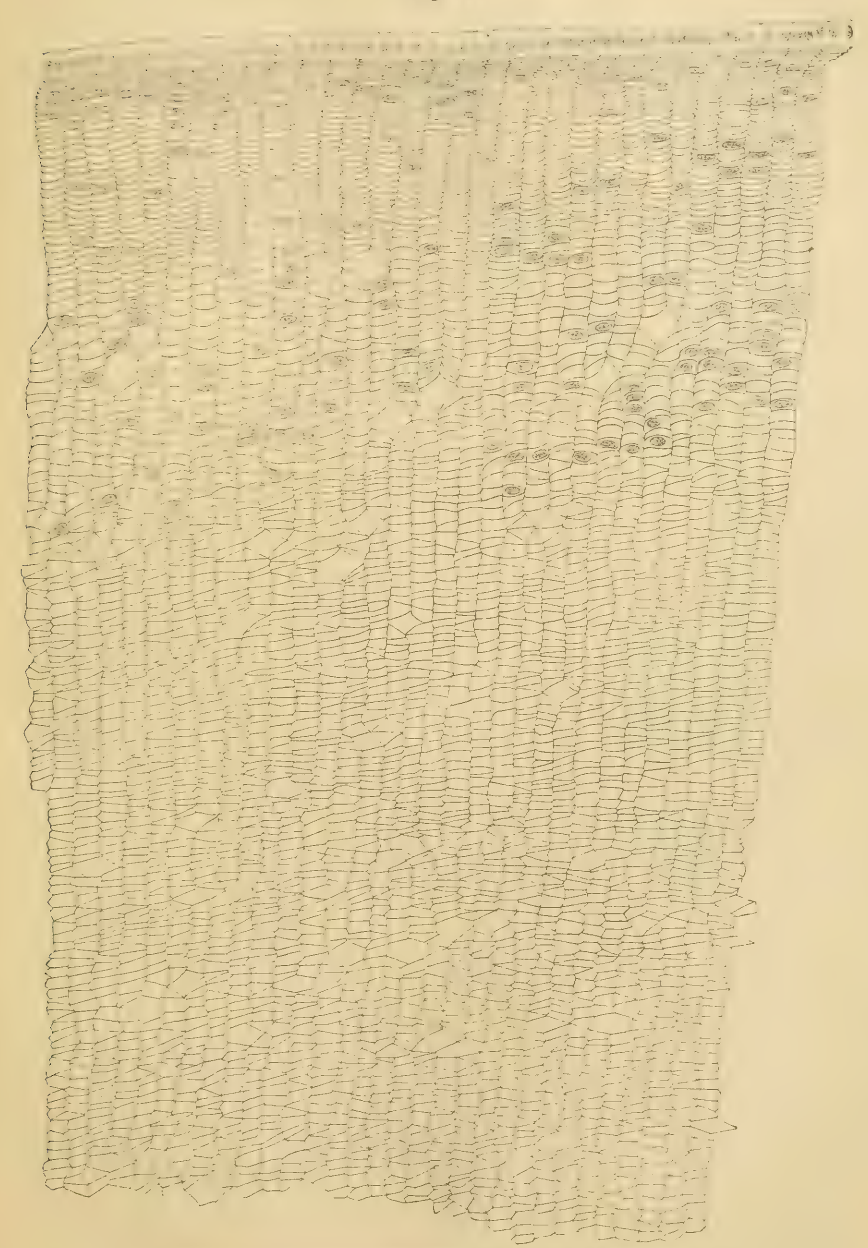
Alles aber, was an Unregelmäßigkeit im Verlauf der Radiärlamellen an Mannigfaltigkeit der Faserquerschnitte von Wirbeltierlinsen geleistet wird, tritt zurück gegen die Bilder, die die Primaten bieten. Ein Querschnitt durch eine Linse vom Affen oder Menschen (Fig. 142 und 143) macht jede Detailbeschreibung illusorisch (Rabl 167).

Die interessanten Verhältnisse der Einzelheiten des Verlaufs der Radiärlamellen, der Einschiebung neuer Reihen, die Teilungen und Verschmelzungen von Lamellen können nicht näher dargestellt werden.

Nur ein, anscheinend durchgreifender Unterschied zwischen Mammalien und Sauropsiden muss noch hervorgehoben werden. Bei letzteren nimmt die Zahl der Radiärlamellen von innen nach außen nicht zu. Die Linse hat nur so viel Lamellen, wie schon in früher Embryonalperiode angelegt wurden, und dementsprechend muss natürlich die Breite der einzelnen Fasern vom Centrum gegen die Peripherie hin ganz erheblich zunehmen. Bei Säugetieren sind zwar auch die peripheren Fasern breiter wie die centralen, aber nicht in dem Maße wie bei den Sauropsiden, denn die Zahl der Lamellen nimmt bei den Mammalien während der späteren Perioden der Entwicklung noch erheblich zu, junge Säugetiere haben stets viel weniger Radiärlamellen als alte.

§ 88. Noch eine Eigenart vieler Linsen muss Erwähnung finden: die Linsennähte. Sie sind der Ausdruck des Verlaufs der Linsenfasern und

Fig. 142.

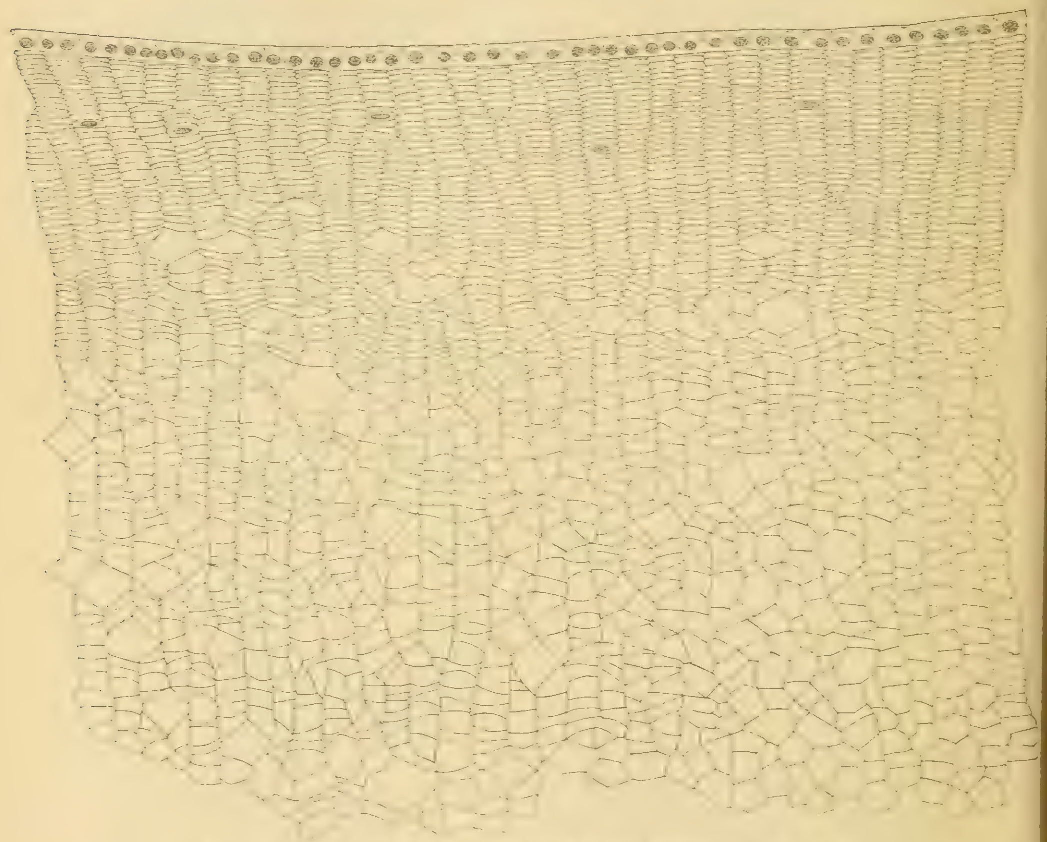


Äquatorialschnitt durch Radiärlamellen von Inuus. Nach Rabl.

geben ein buntes Bild der Möglichkeiten, die durchgeführt sind, um einen mehr oder weniger kugligen Körper aus Fasern verschiedener Dicke aufzubauen.

Nicht alle Linsen besitzen Nähte, sie fehlen z. B. einer ganzen Anzahl Reptilien (Schildkröten und Eidechsen) und Vögeln. Hier treten die Linsenfasern alle gegen die Achsen heran, was dadurch möglich wird, dass sie fein zugespitzt enden.

Fig. 143.



Äquatorialschnitt durch Radiärlamellen vom Menschen (erwachsen). Nach Rabl.

Bei Selachiern, Amphibien und einem Teil der Reptilien (Alligator) sind die Nähte ganz gleichmäßig gestaltet. Diese Linsen haben auf der Vorder- und Hinterseite je eine lineare Naht, von denen die hintere horizontal, die vordere vertikal steht. Diese Nähte kommen zu stande durch einen Faserverlauf, den Rabl in sehr übersichtlicher Weise dargestellt hat.

Sehr mannigfaltig sind die Linsennähte der Säugetiere, die hier auch als Linsensterne bezeichnet werden.

Eine einfache lineare Naht findet sich bei Delphin und Hasen (24), sehr häufig sind drei-strahlige Sterne (Seehund, Bären), doch kommen auch viel verwickeltere Sterne vor, z. B. bei Balaenoptera.

Bei kaum einem Organ des Wirbeltierkörpers geht unsere Detailkenntnis und unsere Einsicht in die vergleichende Gestaltung so weit, wie es bei der Linse dank Rabl's Arbeiten der Fall ist, hier sind wir so weit, dass wir sogar angeben können, aus wie vielen Fasern sich eine Linse aufbaut. Rabl hat für Eichhörnchen und Katze diese Bestimmung gemacht und findet als Gesamtzahl der Fasern beim

Eichhörnchen 945 210—1 006 992 bei einer relativen Variationsbreite von 100 : 106,

und für die Katze 4 945 950—5 778 685 mit einer Variationsbreite von 100 : 116.

Diese Zellen (oder Fasern) gehören zu denen, von denen wir sagen können, dass jedes Tier dieselben Zellen, die es schon als junger Embryo besaß, durchs ganze Leben mit sich trägt, denn ein Ersatz der Linsenzellen findet nicht statt.

Corpus vitreum.

§ 89. Wo bei Wirbellosen Empleme vorkommen, da sind es stets Sekretionsprodukte von Zellen, die entweder im Epithelverbande der Sehzellen untergebracht sind oder, auf höheren Stadien der Entwicklung, in eigenen Gruppen zusammenliegen und dabei derart angebracht sind, dass sie keinen Platz in Bezirken wegnehmen, die für die optischen Funktionen wertvoll sind. Sie liegen meist vor der Gegend des eigentlichen Sehepithels, aber, wie erwähnt, gelegentlich auch als eigene Drüsen gewissermaßen unter die Oberfläche versenkt.

Das Emplem des Wirbeltierauges, das seit alters den Namen des Glaskörpers, Corpus vitreum, trägt, ist nicht so einfach als Sekret zu deuten, sondern zeigt ziemlich verwickelte bauliche Verhältnisse, die noch keineswegs völlig aufgeklärt sind.

Zwei sehr verschiedene Gewebe geben dem Glaskörper den Ursprung: ektodermales Gewebe, das dem Innenblatt der Retina angehört, und mesenchymatisches Gewebe, das in Form von Gefäßen und dem dieselben begleitenden Bindegewebe im Laufe der Entwicklung in einem meist geringen Umfange ins Innere des Auges eindringt.

Genetisch ist unzweifelhaft der ektodermale Anteil als der wesentliche zu betrachten, man muss den Glaskörper als ein Gebilde ektodermaler Herkunft ansehen. Daneben tritt das Bindegewebe als konstituierender Anteil völlig in den Hintergrund.

Betrachten wir zunächst den ektodermalen Anteil, so lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass er sich aus zwei Teilen aufbaut, deren Masse

sich im Laufe der Entwicklung sehr verändert: aus dem retinalen und ciliaren Glaskörper. Der ciliare Glaskörper wird, was seine geformten Elemente anlangt, dargestellt von einer Fasermasse, die aus den Zellen der Pars ciliaris retinae ihren Ursprung nimmt, und dieser Teil bleibt überall während des ganzen Lebens in Verbindung mit den ektodermalen Zellen des Retina-Innenblattes, die ihm seinen Ursprung gaben. Demgegenüber stellt sich der retinale Glaskörper als eine Fasermasse dar, die aus den Müller'schen Stützfaserzellen der Retina entsteht, und dieser Teil erfährt bei den meisten Wirbeltieren im Laufe der Entwicklung eine mehr oder weniger vollständige Trennung von seinem Mutterboden.

Nur relativ wenige feine Fäserchen vermitteln auch beim erwachsenen Tier die Verbindung der peripheren, meist verdichteten Glaskörperpartien und den Müller'schen Stützfasern.

Die vergleichende Betrachtung zeigt nun aber wieder den interessanten Fall, dass Zustände, die meist nur vorübergehend vorkommen, sich bei primitiven oder rudimentären Organen dauernd erhalten, und dementsprechend können wir persistierende retinale Glaskörper vergleichend anatomisch nachweisen.

So bestehen z. B. bei Typhlops vermicularis (Kohl 24) die peripheren Partien des Corpus vitreum dauernd aus zahlreichen durcheinander gewirkten Faserzügen, die aus den Müller'schen Fasern ihren Ursprung nehmen.

Über den Bau des Glaskörpers ist viel gestritten worden, wir können jetzt wohl sagen, dass an baulichen Elementen nur Fasern retinalen oder ciliaren Ursprungs, Blutgefäße und Bindegewebsfasern, zuweilen auch Zellen vorkommen, dass aber diese Elemente im Innern des Corpus vitreum nicht zur Bildung höherer Einheiten, Membranen, zusammentreten. Ob im Glaskörperinnern die Fasern, wie es sich etwa Hannover vorstellte, eine bestimmte Anordnung haben, z. B. radiär verlaufen, darüber giebt zurzeit auch die vergleichende Anatomie noch keine Auskunft.

Etwas reicher ist die Ausbeute vergleichender Betrachtung in bezug auf die festeren, membranartig gestalteten peripheren Partien des Glaskörpers.

Es sind hier eine Reihe von Gebilden zu unterscheiden, die vielfach nicht scharf auseinander gehalten worden sind, wie Kallius betont hat, die sich aber zum Teil vergleichend gut trennen lassen.

Zunächst muss die Membrana limitans interna der Retina hier ausgesondert werden. Sie gehört zum Stützsystem der Netzhaut und wird dort ihre Besprechung finden. Sie ist scharf zu unterscheiden von einem verdichteten Teil des Glaskörpers, der häufig im ganzen Bereich der Pars optica retinae entwickelt ist und den wir als Lamina hyaloidea posterior bezeichnen wollen.

Diese Lamina kommt durch eine direkte Verflechtung der Glaskörperfasern zu stande, in deren Zwischenräumen die Glaskörperflüssigkeit an

Masse abnimmt, so dass sie in bezug auf den Glaskörper eine Crusta im Sinne F. E. Schultze's darstellt.

Bei rudimentären Augen ist diese Lamina oft in ungemein charakteristischer Weise ausgebildet und tritt um so schärfer hervor, als im Innern des Glaskörpers vielfach eine völlige Auflösung aller geformten Elemente stattfindet, so dass die Lamina posterior (und anterior s. u.) die einzigen geformten Gebilde sind, die übrig bleiben.

So ist es z. B. bei Petromyzon planeri und Siphonops annulatus, auch bei Talpa bleiben kaum geformte Bestandteile im Innern erhalten, während die Laminae gut entwickelt sind. Bei Typhlops besteht, wie erwähnt, die periphere Schicht des Glaskörpers aus einem Filz von Fasern, die die Fortsetzung der Müller'schen Stützfasern bilden. Das Innere ist hier auch vollkommen strukturlos, so dass der Zustand, da noch nicht einmal eine fest umgrenzte Lamina gebildet ist, als ein noch primitiver erscheint.

Die Lamina hyaloidea anterior fehlt wohl nirgends, wo eine Linse vorhanden ist. Sie stellt die Auskleidung der tellerförmigen Grube dar, in der die Linse ruht, und gehört somit zum Aufhängeapparat der Linse, der noch einer besonderen Besprechung bedarf.

Endlich findet sich vielfach eine Lamina hyaloidea medialis als Auskleidung des Kanals und Trichters, den die Arteria hyaloidea durchsetzt. Bei rudimentären Augen fehlt sie stets, da sie ja eine Differenzierung der retinalen Glaskörperfasern darstellt, die im Glaskörperinnern bei rudimentären Augen völlig zu Grunde gehen.

Der Anteil bindegewebiger Elemente am Aufbau des Glaskörpers ist in den verschiedenen Wirbeltierklassen sehr verschieden. Auch in diesem Punkte zeigt die Vergleichung einige Extreme.

Bei Myxine sowohl wie bei Proteus anguineus, wo die fötale Augenspalte dauernd offen bleibt, wandern durch sie Bindegewebszellen in Menge in die Höhlung der sekundären Augenblase hinein und bilden, anscheinend ganz ohne Beteiligung retinaler Elemente, eine Ausfüllung des Hohlraumes. Die Bindegewebszellen produzieren reichlich Fasern. Hier liefert die Retina nicht nur keine Glaskörperelemente, sondern nach Kohl's Angaben dringt sogar das im Glaskörperraum gelegene Bindegewebe zwischen die Retinaelemente hinein, von denen es durch keinerlei Membranen, Hyaloidea posterior oder Limitans interna getrennt ist.

2. Die Abblendungsapparate.

§ 90. Die landläufige Anschauung ist die, dass die Abblendung von Lichtstrahlen dazu nötig sei, um nur Licht von bestimmter »Richtung« in das Auge gelangen zu lassen. Es wird hiermit ein Faktor als form-

bestimmend eingeführt, der überhaupt als mechanisch wirkende Größe nicht vorkommt. Den Beziehungsbegriff der »Richtung« als gestaltgebenden Faktor einführen, heißt ein mystisches Prinzip einführen, auf eine Erklärung verzichten.

Betrachten wir vom physiologischen Standpunkt aus den Vorgang der Reizung bei zwei Sinneszellen, von denen die eine allseitig dem Licht zugänglich ist, während bei der anderen in jedem Meridian nur 90° lichtdurchlässig, 270° abgeblendet sind.

Die beiden Lichtsinnzellen (Sz und Sz_1) sollen gleiche Reizschwelle und gleiche Reizhöhe haben. Bei der Lichtintensität J sei die Reizhöhe für Sz erreicht, es mögen jetzt noch so viele Veränderungen der Umgebung erfolgen, Bewegungen u. s. w. Sie sind nicht mehr im stande, etwas an dem Erregungszustand der Sinneszelle zu ändern, er ist ja schon maximal. Es werden also alle diese Veränderungen keine Reaktionen mehr auslösen können.

Die andere Sinneszelle Sz_1 erhält aber von dem Licht nur einen Bruchteil, in dem angenommenen Falle nur $\frac{J}{16}$, ihre Erregung ist also bei der außen herrschenden Lichtintensität J noch bei weitem nicht maximal, die Reizhöhe ist noch durchaus nicht erreicht. Je weiter entfernt von der Intensität der Reizhöhe der Reiz ist, desto kleiner ist im allgemeinen die »absolute Unterschiedsschwelle«, desto feiner werden also Veränderungen der Beleuchtung durch Bewegungen umgebender Gegenstände u. s. w. in Veränderungen des Erregungszustandes der Sinneszelle ihren Ausdruck finden.

Da das Pigment stets jenem Licht den Zutritt zum Auge wehrt, das nicht aus der Bewegungsrichtung kommt, so ist der Schluss stets richtig, dass bei Reizung der Sinneszelle das Licht aus der Richtung »vorn«, aus der Bewegungsrichtung kommt.

Könnten wir das Pigment der Rückseite entfernen und bei Abblendung von vorn den Lichtreiz von hinten einwirken lassen, so müssten die Reaktionen des Tieres genau dieselben bleiben, wie bei der normalen Reizung von vorne: das ist Postulat. Denn die specifische Energie der Sinneszelle liegt nicht nur darin, dass sie nur »Licht« angiebt, sondern auch in ihrem Lokalzeichen, ihrem Raumwert. Die Erfahrungen über die Lokalisation diaskleral gesetzter Lichtreize bestätigt dies Postulat.

Die wirkliche Richtung des Lichtstrahles, der als Reiz wirkt, ist für die Lokalisation des Reizes ganz gleichgültig, ebenso wie es für ein Tastorgan gleichgültig ist, ob die Richtung der Nadel, mit der es gereizt wird, von vorn nach hinten, von unten nach oben oder umgekehrt geht: Die Reaktion wird durch die »Richtung«, in der das Reizmittel an die gleiche Stelle der Sinneszelle herangebracht wird, nicht verändert, hier ist nur die Intensität maßgebend.

§ 91. Es geht schon aus diesen Ausführungen hervor, dass Abblendungsvorrichtungen nicht unbedingt für jedes Lichtsinnorgan notwendig sind. Es giebt, theoretisch betrachtet, Bedingungen, unter denen sie überflüssig wären. Wenn nämlich die Lichtintensität, bei der ein Tier zu sehen hat, gerade in dem Bereich der optimalen Unterschiedsschwelle liegt, oder wenn die Erregbarkeit der Lichtsinnzellen derart sich der gegebenen Lichtintensität anpasst, dass dies Verhältnis immer wieder hergestellt wird.

Wenn wir also pigmentfreie Lichtsinnorgane treffen, so dürfen wir annehmen, dass eine dieser beiden Möglichkeiten realisiert ist.

In der That kommen Lichtsinnzellen vor, die in keiner Beziehung zu Pigment stehen, ja bei Tieren, die überhaupt kein Pigment enthalten.

So fehlt den Oligochaeten jede Abblendungseinrichtung an ihren Lichtsinnzellen, eine Erscheinung, die früher dazu führte, der Haut des Regenwurmes eine diffuse Lichtreizbarkeit zuzuschreiben, die sie nicht besitzt. Hesse wies nach, dass ganz specifische Zellen, die sich mit den Lichtsinnzellen der Hirudineen homologisieren lassen, die Träger der Lichtreizbarkeit sind, dass die Verteilung dieser Zellen im Körper und die Intensität der Lichtreizbarkeit des betreffenden Abschnittes einander parallel gehen.

Unter den Egeln findet sich auch der primitive Fall, dass Pigmentabblendung völlig fehlt bei Branchellion.

Sehr unvollständig sind die Abblendungseinrichtungen der Heteropoden, und bei den Salpen fehlt Pigment in oder an den Sehorganen vielfach völlig.

Die Fälle, in denen die Sehorgane infolge mangelhafter Abblendung lichtundicht sind, haben theoretisch ein besonderes Interesse und werden in dem Kapitel über die Kontrasteinrichtungen eine besondere Behandlung finden.

Die Abblendung wird fast ausnahmslos durch Absorption des Lichtes in Pigmenten erreicht, nur ganz ausnahmsweise wird das Licht zurückgeworfen, bevor es die rezipierenden Elemente erreicht hat, und so von ihnen ferngehalten (s. u.).

Die Pigmente haben alle derselben Anforderung zu genügen: Sie müssen das einfallende Licht absorbieren, einen lichtdichten Abschluss bilden.

Infolgedessen finden wir bei Tieren, die bei unserem normal zusammengesetzten Tageslicht sehen, stets dunkle Pigmente, schwarzbraun oder direkt schwarz sind die üblichen Farben, denn nur sie können als Absorptionsschirme für alle Lichtarten wirken, die hier zu absorbieren sind. Anders in Lebensbezirken, in denen monochromatisches Licht herrscht, oder wenigstens eine Strahlengattung besonders überwiegt. Wir haben einen derartigen Lebensbezirk in den etwas größeren Tiefen des Wassers, wo, wie schon oben erwähnt, eine blaugrüne Beleuchtung herrscht.

Bei diesem Licht wird ein orange oder rot gefärbtes Pigment völlig als Absorptionsschirm ausreichen, und dementsprechend finden wir hier,

dass die dunkeln Pigmente zurücktreten und unter den, stets mangelhaften Abblendungseinrichtungen die roten und orangefarbenen Pigmente außerordentlich überwiegen. Diese Erscheinung ist nicht an bestimmte systematische Gruppen gebunden, sondern eine der vielen Konvergenzerscheinungen, die die gleichen Bedingungen auf verschiedenartigstem Boden entstehen lassen.

Aber auch bei Formen, deren Leben nicht unter monochromatischem Licht abläuft, kommt farbiges Pigment statt des dunkeln gelegentlich vor, so in den Stirnaugen mancher Wanzen (Syromastes, Acanthosoma), wo es ziegelrot gefärbt ist, oder im Stirnauge von Machilis (Thysanure), wo die Farbe ein dunkles Rotbraun ist.

In diesen Fällen ist es entweder gar nicht auf einen lichtdichten Abschluss abgesehen, oder das vorhandene Licht ist so schwach, dass es auch die heller gefärbte Pigmentschicht nicht in merkbarer Stärke durchsetzen kann.

Es ist vergleichend physiologisch von Interesse, dass das Pigment, das in den verschiedenen Sehorganen zu der Funktion der Lichtabblendung benutzt wird, von biochemischem Standpunkte aus durchaus nichts einheitliches ist, dass vielmehr sehr verschiedenartige Produkte des Stoffwechsels hier zu der gleichen Leistung verwandt werden.

Am verbreitetsten ist die Gruppe der Pigmente, die man als Melanine zu bezeichnen pflegt. Sie sind ganz außerordentlich resistent gegen allerlei chemische Eingriffe, selbst sehr energische, ein Umstand, der den Morphologen stets viel Kopfschmerzen gemacht hat, da es gar nicht möglich ist, ein Sehorgan völlig zu depigmentieren, ohne die Struktur der feineren specifischen Elemente so gut wie vollständig zu zerstören.

Von diesen Melaninen ist zu unterscheiden eine Gruppe von Pigmenten, die durch das Pigment des Retinaaußenblattes der Wirbeltiere repräsentiert wird, die zwar auch gegen chemische Eingriffe sehr widerstandsfähig, aber nicht lichtbeständig sind. Sie werden nach Kühne, der diesen Unterschied entdeckte, als Fuscine bezeichnet. Dann aber haben wir noch eine Reihe dunkler Pigmente, deren chemische Natur zwar noch unaufgeklärt ist, die aber schon in ihrem Verhalten gegenüber den üblichen Konservierungsflüssigkeiten höchst auffallende Unterschiede im Vergleich zu den Melaninen und Fuscinen bieten.

So geht nach Hesse (126) bei Ophryotrocha puerilis der Farbstoff des Pigmentbechers bei der Konservierung verloren, auch wenn die Anwendung von Säuren vermieden wird. Bei Siphonostoma diplochaetos schwindet das Pigment schon nach kurzer Einwirkung von Essigsäure.

Diese Daten, weit entfernt die betreffenden Pigmente chemisch zu charakterisieren, zeigen nur, dass es außer der — chemisch auch wohl kaum einheitlichen — Gruppe der Melanine u. s. w. offenbar noch mancherlei andere Farbstoffe giebt.

Eine recht gut umgrenzte Gruppe von Pigmenten bilden noch die Lipochrome, die vielfach als Lichtfilter oder Blenden Verwendung finden.

Ganz allgemein scheinen sie das Augenpigment der Seesterne (Asteriden) zu bilden. Die Töne dieser Farbstoffe sind meist rot oder orange, selten purpurn oder violett. Die Gruppenreaktionen sind gegeben durch die Löslichkeit in Alkohol und charakteristische Farbenänderungen bei Zusatz konzentrierter Schwefel- und Salpetersäure, erstere färbt meist blau, letztere grün.

Alle diese Merkmale treffen bei den Pigmenten der Asteriden zu.

Hierher gehören auch die primitivsten Abblendungseinrichtungen, die Pigmentflecke der Flagellaten, bei denen wenigstens für eine Euglena der Nachweis der Gruppeneigenschaften erbracht ist.

Ob das rötliche Pigment der Augenhülle an den Kiemenaugen von Protula protula hierher gehört, das sich in Alkohol löst (Hesse 126), ist nicht sicher zu sagen.

Ebensowenig kann man über die Stellung der Pigmente von Hyperia galba und Phronima sedentaria sagen, die nach Grenacher's (132) Angaben im Alkohol sehr bald ausbleichen.

Dagegen gehören wieder mit Sicherheit zu den Lipochromen die Farbstoffe der Öltropfen, die sich in den »Zapfen« der Vogelretina so zahlreich und in so mancherlei Farben zeigen (s. o.).

In der Art und Weise, wie die Abblendung in den Sehorganen erfolgt, können wir zwei Methoden unterscheiden, die meist vereint ihre Anwendung finden. Entweder kann dem Licht der Zutritt zu dem Sehorgan in unbeschränktem Maße gestattet sein und die Absorption überflüssiger Strahlen erst in unmittelbarer Nähe der Teile erfolgen, in denen der Lichtreiz in Erregung lebendiger Substanz umgesetzt wird, oder es kann gleich von vornherein die Menge des eintretenden Lichtes durch Blenden variabler Größe in bestimmter Weise dosiert werden.

Im einfachsten Falle enthalten die Lichtsinnzellen selbst die abblendenden Pigmente.

So trennt bei den Alciopiden eine Pigmentschicht den distalen Teil der Lichtsinnzelle, die aus dem Sehstäbchen besteht, von dem proximalen Zellkörper ab. Die Sehstäbchen werden hier durch das Pigment nicht vor dem direkt einfallenden Lichte geschützt, sondern nur von dem, das an den proximalen Teilen der Sehzellen oder in den weiteren Geweben des Auges reflektiert werden würde.

Auch bei Chaetopteriden (Ranzania sagittaria) u. a. kommt Pigment in den Sehzellen vor.

Bei Mollusken ist Pigment in Sehzellen anscheinend fast allgemein, es findet sich unter den Schnecken z. B. bei Patella, Haliotis, Fissurella (Fraisse 509), unter Heteropoden bei Carinaria, Pterotrachea u. a.,

und bei den Cephalopoden (Eledone, Sepia, Sepiola). Auch unter den Arthropoden kommt, allerdings mehr vereinzelt, derartiges Pigment vor, z. B. bei den Syrphiden (Helophilus sp.) bei der Larve von Myrmeleon. Bei den Phalangiden (Walzenspinnen) ist der distale Teil aller Sehzellen intensiv pigmentiert, so dass das äußere Ende des Rhabdoms, das dem Licht ausgesetzt ist, von einem Pigmentmantel umhüllt wird.

Wenn auch Vertreter mehrerer Tierstämme gelegentlich (Würmer, Arthropoden), oder sogar häufig (Mollusken), Pigment in Sehzellen aufzuweisen haben, so ist doch dieser Modus der Abblendung nicht sehr ausgiebig in Verwendung. Meist übernehmen begleitende indifferente Zellen diese Aufgabe, von der die Sinneszellen, wie von so vielen anderen Leistungen, in der Mehrzahl der Fälle entlastet werden.

Die räumliche Beziehung der Pigmentzellen zu den Sinneszellen ist eine sehr verschieden enge, bald schließt der Pigmentmantel um die rezipierenden Elemente ganz dicht zusammen, bald umfasst nur ein oft recht geräumiger Pigmentbecher eine ganze Gruppe von Sehzellen, oder es handelt sich nur um pigmentierte Gewebsschichten, die das Licht von einer Seite her fernhalten.

Die Pigmentbecher, die im einfachsten Falle aus nur einer einzigen Pigmentzelle bestehen (Planaria torva, Dendrocoelum lacteum unter den Planarien, Amphioxus), sind in den sog. Pigmentbecherzellen in typischer Weise ausgebildet. Das einzellige Stadium ist relativ selten, meist setzt es sich aus zahlreichen Pigmentzellen zusammen, deren Kerne als hellere Flecken in dem dunklen undurchsichtigen Zellkörper liegen. Solche mehrzellige Pigmentbecher kommen vielfach bei Plathelminthen vor (Dendrocoelum punctatum, Rhychodemus terrestris, Planaria gonocephala nach Hesse), aber auch bei Nemertinen, Hirudineen, Würmern und Mollusken, z. B. Pecten und Spondylus.

Die Abblendung ist hier nur eine grobe, es wird nur das Licht eines bestimmten Kugelsektors abgefangen, das des Restes kann ganz unabgestuft und unabstufbar auf die Lichtsinnzellen wirken. Am primitivsten ist wohl, was die Abblendungen anlangt, Branchellion torpedinis ausgerüstet. Hier stehen caudat von den Lichtsinnzellen Pigmentwände senkrecht zur Körperoberfläche, die das von hinten kommende Licht abfangen, alles von vorn kommende zulassen. Aus dieser einfachen Anlage gehen dann die fest zusammengeschlossenen tiefen Pigmentbecher der Hirudineen hervor.

Eine viel vollkommenere Art der Abblendung haben wir in der Einrichtung, die weit verbreitet bei Wirbeltieren vorkommt, in dem Pigmentepithel der Retina.

§ 92. Das Außenblatt der Retina ist nicht bei allen Wirbeltieren als Stratum pigmenti entwickelt, es kommen viele Formen vor, bei denen es

ganz, oder doch in großen Bezirken des Auges aus endothelartig flachen pigmentlosen Zellen besteht, und es kommen andererseits Fälle vor (bei Fischen und Reptilien), in denen das Außenblatt anstatt als Tapetum nigrum als ein Tapetum lucidum entwickelt ist, als die Grundlage eines leuchtenden Augenhintergrundes.

Im typischen Fall besteht das Pigmentblatt aus hexagonalen Zellen, die von ihrer vitralen Fläche lange feine Zellfortsätze zwischen die Endelemente der Sehzellen entsenden. In diesen feinen Fortsätzen liegen die Endelemente wie in einen Bürstenbesatz eingeschlossen.

Bei derartiger Ausbildung bieten die Pigmentzellen überall ein ziemlich gleichförmiges Bild, und daher vergleichend wenig Interessantes.

Unterschiede der Zellen der einzelnen Species liegen einerseits in der verschiedenen Größe, verschiedenen Länge der Fortsätze, u. s. w. und andererseits in Einschlüssen, die bei manchen Formen vorkommen, so z. B. kommen mehrfach sog. Lipochrine (Kühne 186) vor. Es sind Fetttropfen verschiederer Größe und Zahl, die z. B. beim Frosch goldgelb bis hellcitronengelb gefärbt sind. Entweder liegen 1 bis 2 große, dem Kern oft an Größe kaum nachstehende Tropfen in der Zellkuppe, so ist es im Netzhautcentrum, oder um einen größeren Tropfen liegen zahlreiche kleinere. So zählte W. Krause in der Peripherie beim Frosch bis 15 Tropfen. Auch bei Fischen finden sich in dem Pigmentepithel oft Fetttropfen (Acipenser), besonders auch bei Rochen und Haien.

Unter den Vögeln enthalten nur die Pigmentzellen der Eulen Lipochrine, die farblos oder gelb bis orange gefärbt sind.

Im Pigmentepithel des Kaninchens kommen große farblose Fetttropfen vor. Über die Funktion dieser Lipochrine lässt sich ebensowenig etwas sagen, wie über die sog. Myeloidkörper, die auch hie und da vorkommen, z. B. in sehr wechselnder Menge beim Frosch, dann auch bei Raubvögeln (Eulen und Bussard).

Funktionell wichtig für das Pigmentepithel ist der Besitz des Fuscins jenes Farbstoffes, der die Abblendung des überflüssigen Lichtes bewirkt. Das Fuscin ist nicht in der ganzen Zelle gleichmäßig verteilt. Die Kuppe und die Umgebung des Kernes bleiben stets pigmentfrei. Die Basis ist das beständige Reservoir des Fuscin, aus dem es sich unter bestimmten Bedingungen (s. u.) bis in die äußersten Enden der Fortsätze verteilt.

Während das Chorioidealpigment amorph ist, zeigt das Fuscin ganz charakteristische Gestaltungen, es erscheint zum größten Teil krystallisirt.

Greeff giebt eine höchst instruktive Abbildung, aus der die bedeutenden Formunterschiede ersichtlich sind, die die Fuscinkrystalle in den verschiedenen Wirbeltierklassen zeigen.

Die Farbe des Fuscin, im auffallenden Lichte schwarz, ist im durchfallenden Lichte eine braune, kein Schwarz. Es kommen recht bedeutende

Unterschiede in der Farbennuance vor. Beim Karpfen z. B. ist es hellbraun und rotbraun, bei manchen Formen hat es eine purpurne Nuance (Kühne und Sewall).

Ein Abblendungsapparat gewinnt seine volle biologische Bedeutung erst dadurch, dass er unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen eine verschieden große Menge Licht abblendet, denn wäre der Grad der Abblendung konstant, so läge gar kein Vorteil darin, es würde dann bei wechselnder Beleuchtungsintensität doch die ganze Adaptierung eine rein funktionelle, durch den Zustand des Sehelementes gegebene, sein.

Der Nutzen der Abblendungseinrichtungen liegt aber gerade darin, dass er die Sinneszellen oder doch wenigstens den der Reizumformung dienenden Teil derselben von einem erheblichen Teil der Funktion der Anpassung an verschiedene Beleuchtungsintensitäten entlastet.

Die wechselnd starke Abblendung erfolgt stets durch Pigmentwanderung.

Die lange bekannte Erscheinung der phototropen Wanderungdes Fuscin im Pigmentepithel des Wirbeltierauges ist eine ungemein verbreitete Erscheinung.

Sie ist in den Fällen, in denen das Pigment in den Sehzellen selbst liegt, ebenso beobachtet, wie bei Abblendung durch Pigment in differente Zwischenzellen.

So sah Rawitz in den Sehzellen der Cephalopoden (Eledone, Sepiola, Sepia) die distale Pigmentanhäufung, die sonst an den Enden der Sehstäbchen besteht, im Dunkeln verschwinden, das ganze Pigment zieht sich in den sog. »Sockel« der Sehzelle gegen den proximalen Pimentstreifen zurück.

Bei den Arthropoden (Insekten und Crustaceen) besteht ein Unterschied in dem Verhalten des sog. Retinalpigments und des Irispigments (Exner 149). Das erstere, das um die Retinulazellen herum liegt, hat keine phototrope Bewegung, dagegen verschiebt sich das Pigment, das die Krystallkegel umgiebt, das sog. Irispigment, in sehr charakteristischer Weise, allerdings nur bei Nachttieren, d. h. solchen, die ihre Augen bei Tage und bei Nacht benutzen.

Bei den Augen mit Superpositionsbildern, also bei denen, deren Krystallkegel durch einen Zwischenraum (von etwa der Krystallkegellänge) von der Retina getrennt wird, wird durch Pigmentverschiebung eine mehr und mehr zunehmende Abblendung der Randstrahlen bewirkt, die so vollständig werden kann, dass nur das Licht eines einzigen Krystallkegels zu einem Bilde vereinigt, alles andere verschluckt wird. Die Abblendung kann in verschiedener Weise erfolgen, entweder verschiebt sich die Pigmentscheide des Krystallkegels nach hinten gegen die Retinula, so dass der vordere Teil frei von Pigment wird, oder das Pigment breitet sich nach hinten aus, ohne dass es vorne ganz verschwindet. Die Ausbreitung nach hinten kann so weit

gehen, dass es mit dem Retinapigment verschmilzt, wie z. B. bei den Brachiuren (Krabben).

Es scheint, dass die Abblendungsbewegung des Pigments nicht ausschließlich durch Belichtung hervorgerufen werden kann.

Kiesel (1855) beobachtete bei Plusia gamma, dass die Augen periodisch leuchteten und dunkel waren, wenn die Tiere dauernd in Dunkelheit gehalten wurden, und er bezieht das Vorrücken des Pigments ohne Einfluss des Lichtes auf einen Schlafzustand. Es wäre ein Ersatz für den Lidschluss, durch den wir die Lichtreize abhalten, wenn wir schlafen wollen.

Höchst bemerkenswert sind die Fälle, in denen durch Verschiebung des Pigments Zustände geschaffen werden können, die einerseits eine so vollständige Abblendung ermöglichen, wie sie im Wirbeltierauge bei Hellstellung besteht, andererseits aber auch, in anderen funktionellen Zuständen, eine so starke Nebenbelichtung zulassen, wie sie nur bei typischen Dunkeltieren vorkommt.

Es liegen in diesen Fällen stark lichtreflektierende Flächen, Tapeta lucida, derart angeordnet, dass sie freigegeben oder abgedeckt werden können.

So ist es unter den Wirbellosen, besonders bei den Krebsen (Palaemon, Palinurus, Sicyonia u. a.). Hier gelangt im Dunkelauge das Licht durch die Sehelemente auf ein stark reflektierendes Tapetum, aber schon im Dämmerungsauge schiebt sich Pigment zwischen den einfallenden Lichtstrahl und das Tapetum, so dass die Reflexion aufgehoben ist (Exner).

Auch bei Wirbeltieren kommen derartige Einrichtungen vor. Die interessanteste ist die bei Abramis brama, die wohl auch bei anderen Fischen vorkommen dürfte. Hier liegen in den Zellen des Außenblattes der Retina Pigmentkörner und stark lichtreflektierende Elemente, wie sie zur Bildung leuchtender Tapeta verwandt werden, neben einander und durch phototrophe Wanderungen, deren beide fähig sind, wird bald ein leuchtender Augenhintergrund gebildet, bald das Licht in vollkommenster Weise abgeblendet, wenn die Fuscinkörnchen bis in die langen Ausläufer der Pigmentzellen vorwandern (Exner).

§ 93. Außer dieser variierbaren Abblendung besitzen fast alle Sehorgane, mit den oben erwähnten Ausnahmen, eine konstante Abblendung des Lichtes, aus bestimmten Teilen des Raumes.

Sie bieten physiologisch wenig bemerkenswertes. Es wird ganz allgemein das Licht abgefangen, das nicht aus der Bewegungsrichtung des Tieres kommt.

Eine derartige, ganz grobe Abblendung kann schon durch die allgemeine Undurchsichtigkeit des Körpers gegeben sein, oder durch besondere Pigmentanhäufungen, wie sie z. B. in der Chorioidea der Wirbeltiere vorkommen.

Aber auch für diesen Lichtschirm ist es zweckmäßig, wenn die Öffnung, durch die das Licht den Zugang zu den brechenden Medien und den Sehelementen erhält, einer Veränderung in der Größe fähig ist, und dementsprechend finden wir ungemein weit verbreitet Vorkehrungen getroffen, die bald große Mengen Licht, das ziemlich erheblich von der optischen Achse in seiner Richtung abweicht. ins Auge gelangen lassen, bald nur einem feinen Bündel centraler Strahlen den Durchtritt gestatten.

Die Irisblenden sind ein Besitz. der in einer einigermaßen vollkommenen Form nur bei den höchststehenden Vertretern des Tierreichs bei Vertebraten und Cephalopoden vorkommt. Ihr großer Vorteil gegenüber den Abblendungen durch Pigmentverschiebung liegt darin, dass ihre Weite durch Muskeln reguliert wird und so eine ungleich raschere Einstellung auf veränderte Beleuchtungsverhältnisse erlaubt, als die Pigmentwanderung.

Funktionell wichtig sind also für die Iris die Einrichtungen, die sie undurchdringlich für Licht machen, und die Einrichtungen, die eine Veränderung der Größe des Sehloches, der Pupille, bewirken.

Soweit die Undurchsichtigkeit der Iris durch dunkles lichtabsorbierendes Pigment erreicht wird, bietet sie nichts vergleichend bemerkenswertes dar. Es wird hier aber gelegentlich das zweite Prinzip verwandt, durch das, wie oben angedeutet, Licht von den Sehelementen ferngehalten werden kann: die Reflexion des Lichtes.

Bei Krebsen und Insekten ist dies Prinzip vielfach verwendet. Es liegen hier vor den pigmentierten Zellen, die die Krystallkegel umgeben, Zellen mit körnigem Inhalt, der das Licht außerordentlich stark reflektiert und so verhindert, dass es weiter ins Augeninnere eindringt. Besonders wenn die Corneafacetten größer sind, als die Vorderflächen der Krystallkegel, schreibt Exner diesen Zellen eine erhebliche Leistung in bezug auf Abblendung schief einfallender Strahlen zu.

Durch diese Reflektoren erhalten die Augen vieler Insekten und Krebse ihren wundervollen metallischen Glanz. Auch eine Anzahl von Wirbeltieren hat metallisch glänzende Augen, wie man vulgo sagt, d. h. die Iris dieser Tiere hat Metallglanz. Es sind Fische und Amphibien.

Auch hier handelt es sich um Zellen, die den pigmentführenden Schichten der Iris aufgelagert und mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt sind.

Bei Fischen ordnen sich diese Zellen zu einer eigenen Membran, der Silberhaut oder Argentea, und die Mikrokrystalle, die die bunten Farben vieler Fischaugen bewirken, bestehen wesentlich aus Guaninkalk.

Bei den Amphibien liegen die, auch sonst vielfach im Auge vorkommenden metallglänzenden Zellen in einer nicht mehr geschlossenen Schicht den Pigmentzellen auf, denen sie an Größe und Gestalt gleichen. Auch die glänzenden Irisfarben mancher Reptilien, z. B. des Chamäleon, beruhen auf der Anwesenheit derartiger Zellen mit Mikrokrystallen.

Nicht alle lebhaften Farben an der Iris sind derartige »Strukturfarben«, die auf der Reflexion des Lichtes durch Mikrokrystalle beruhen, es kommen auch Pigmentzellen vor, die diese Funktion übernehmen. So kommt bei Strix passerina die hochgelbe Farbe der Iris durch gelbe Fettzellen, die wohl Lipochrome enthalten, zu stande und ebenso beruhen die rötlichen Nuancierungen in der Iris vieler Vögel (z. B. Reiher) auf der Gegenwart von Fetttröpfchen in den Zellen der vorderen Irisschichten. Die Farben der Iris stehen oft in höchst auffälligen Beziehungen zur Färbung der umgebenden Haut. Es sind diese Fälle insofern beachtenswert, als sie uns wieder zeigen, wie für die Gestaltung eines Organs Faktoren maßgebend sein können, die zu seiner eigentlichen Funktion in gar keiner Beziehung stehen, die vielmehr nur als korrelative Beziehungen der Teile eines Organismus zu einander interpretiert werden können. Einige Daten hierüber sollen weiter unten mitgeteilt werden.

Wenn auch rein funktionell das Irispigment nichts besonderes bietet so ist morphologisch interessant die doppelte Herkunft dieses Farbstoffes. Die Zellen der Pars mesoblastica iridis (Koganei 1885) sind pigmentierte Bindegewebszellen und nur an sie sind die eben erwähnten Strukturfarben gebunden, daneben spielen aber als Pigmentträger eine, häufig sogar sehr bedeutende Rolle, die Zellen der Pars epiblastica iridis, das hintere Irisepithel.

Phylogenetisch betrachtet ist dieses doppelschichtige Epithel ja überhaupt der älteste Teil der Iris, und wie so häufig, so finden wir auch in diesem Fall die phylogenetisch und ontogenetisch ältesten Zustände als Hemmungsbildungen bei rudimentären Augen auftreten.

Das Epithel der Iris ist der Rand des sekundären Augenbechers, der vorderste Teil des Abschnittes, der nicht in Sehepithel umgewandelt wird. Diesen Zustand, dass die Iris überhaupt nur aus den umgebogenen Rändern des sekundären Augenbechers besteht, findet sich bei entwickelten Tieren nicht mehr, wohl aber haben wir Formen, bei denen der ektodermale Anteil ganz außerordentlich über die bindegewebigen überwiegt, z. B. bei Proteus anguineus und Typhlops vermicularis, besonders bei letzterem Tier ist der chorioideale (bindegewebige) Teil der Iris höchst kümmerlich entwickelt und hört vor dem Pupillenrande auf, so dass der Pupillarteil nur von Ektoderm, vom Rande des Augenbechers gebildet wird.

In diesen Fällen fallen naturgemäß die Umschlagsstelle der beiden Blätter des Augenbechers und der Pupillarrand der Iris zusammen, was aber nicht überall zutrifft. Z. B. reicht bei Talpa europaea das Irisstroma wesentlich über die Umschlagsstelle hinaus und bildet allein den Pupillarrand.

In diesen rudimentären Augen kann das Pigment des Retinalteils das bei weitem bedeutendste in der Iris sein, ja das einzige, z. B. bei

Typhlops, bei dem der bindegewebige Teil überhaupt pigmentfrei ist. In einer vollentwickelten Iris aber tritt das Pigmentepithel als aufbauendes Element und dementsprechend auch für die Abblendung ganz in den Hintergrund.

Einen Rest seiner entwicklungsgeschichtlichen Herkunft erkennt man noch bei Petromyzon planeri, wo auch beim erwachsenen Tier noch zwischen den beiden Blättern des Irisepithels der Rest der primären Augenblasenhöhle bestehen bleibt, bei allen anderen Tieren verkleben die beiden Blätter fest, und da die Pigmentierung, die ja ursprünglich nur das Außenblatt betrifft, sich auch weiter und weiter auf das Innenblatt ausdehnt, trägt bei den meisten Wirbeltieren das hintere Irisepithel keine Spuren seiner Abstammung mehr an sich.

§ 94. Der wichtigste Teil der Iris, die Muskulatur, besteht aus zwei Systemen von Muskelfasern, deren eines in radialer Richtung verläuft, während das andere ringförmig angeordnet ist. Wir nennen das letztere System den Musculus sphincter pupillae, das erstere den Dilatator.

Der Streit um die Existenz eines eigenen Dilatator, der lange geführt wurde (Grünhagen), kann insofern vergleichend gar nicht entstehen, als bei einer ganzen Reihe von Objekten das System der radiären Muskelfasern so stark entwickelt ist, dass über sein Vorhandensein ein Zweifel gar nicht möglich ist. Anders stellt sich die Frage, ob er vielleicht dieser oder jener Form auch fehlen könnte. Hier sind wir ganz ohne genügende Grundlagen.

Besondere Schwierigkeiten bereitet die histologische Darstellung des Dilatator oft deshalb, weil dieser Muskel pigmentiert ist, die feinen Pigmentkörner unterscheiden sich durchaus typisch von dem groben Pigment des Irisstromas und liegen in den Muskelzellen selbst, während beim Sphinkter nur das intramuskuläre Bindegewebe pigmentiert, der Muskel selber aber pigmentfrei ist.

Für eine vergleichende Betrachtung ist wesentlich die Massenentwicklung der Muskulatur interessant, weil sie auch einen gewissen Schluss auf die funktionelle Inanspruchnahme wie auch auf die Funktionsmöglichkeit zulässt.

Bei den Fischen ist die Muskulatur meist äußerst spärlich entwickelt, nur bei einigen Selachiern findet sich als besondere Anpassung eine starke Irismuskulatur. Schon hier zeigt sich die typische Lagerung beider Irismuskeln. Der Sphinkter liegt stets im pupillaren Randteil, es sei denn, dass seine Entwicklung so stark ist, dass er weiter durch die Iris reicht. Der Dilatator liegt als eine häufig ganz außerordentlich dünne Lage von Muskelfasern an der Rückseite der Iris direkt auf ihrem retinalen Teil, deren Produkt er ja auch ist.

Auch bei den Amphibien ist nichts besonderes über die Irismuskulatur zu bemerken. Bei den Säugetieren dagegen haben wir biologisch interessante Unterschiede in der Stärke der Irismuskeln. Je größer die Beleuchtungsdifferenzen sind, unter denen ein Tier sehen muss, um so kräftiger muss im allgemeinen die Irismuskulatur sein, zur raschen, in weiten Grenzen variablen Abblendung.

Die Wassersäugetiere sind hierin besonders gut ausgerüstet. Bei den periodischen erfolgt ja auch stets beim Wechseln zwischen Luft und Wasser eine sehr bedeutende Änderung der Lichtintensität, bei den stationären werden die Unterschiede wohl noch größer, wenn wir erwägen, dass sie, z. B. der Dögling (Hyperoodon), in mehrere hundert Meter Tiefe tauchen.

Dementsprechend ist im Vergleich zu dem Gros der übrigen Mammalien die Entwicklung der Irismuskulatur hier eine ganz enorme. Beim Fischotter ist ein sehr starker Dialator bekannt (Dostoiewsky), und die Pinnipedier geben ihm hierin nichts nach. Als kontinuierliche Schicht von häufig 30 μ Dicke liegen die fein pigmentierten Muskelfasern dem retinalen Teil der Iris auf.

Die Wale zeigen gleichfalls eine ungewöhnlich starke Irismuskulatur, Zahnwale wie Bartenwale.

Bei Fischen, Amphibien und Säugetieren besteht die Irismuskulatur, wie die gesamte intraokulare Muskulatur ausschließlich aus glatten Muskelfasern. Bei den Sauropsiden dagegen finden wir hier nur quergestreifte Muskeln.

Lassen diese schon ohne weiteres eine rasche Funktion erwarten, so lernen wir noch höher von ihrer Leistungsfähigkeit denken, wenn wir die Massenentwicklung in Betracht ziehen.

Bei Reptilien breitet sich der Sphinkter über die ganze Irisfläche als allerdings nur dünne Schicht aus, z. B. beim Chamäleon (24). Bei den Vögeln erreicht er die stärkste Entwicklung, die wir überhaupt kennen. Er ist als starke Lage in der ganzen Breite der Iris vorhanden, nur der äußerste Ring am ciliaren Rande ist bisweilen schwächer ausgebildet, die Fasern sind hier spärlicher, oder fehlen z. B. bei den Eulen fast ganz (Leuckart 24).

Die Verbindungen zwischen Dilatator und Sphinkter sind bei den Vögeln sehr innige. Sie sind bisweilen (z. B. Dohlen und Hühner) so vielfach durch Faseraustausch verbunden, dass man (Dogiel) neben dem gewöhnlichen Dilatator noch einen zweiten inneren unterschieden hat, dessen Fasern aus den Bündeln des Sphinkter in seinen verschiedenen Höhen entstammen und schief von vorne nach hinten die ganze Dicke der Iris durchsetzen.

Aber auch bei den übrigen Wirbeltieren ist der Zusammenhang von Sphinkter und Dilatator ein sehr enger. Am Pupillarrande verbinden sie

sich durch arkadenartige Anastomosen, am Ciliarrande treten die radiären Fasern zum Teil unter sich in Verbindung, andere Fasern ziehen in das Bindegewebe des Ciliarringes hinein, das ihnen als Befestigung dient. Die Abgrenzung gegen die Muskulatur des Ciliarkörpers ist häufig schwer und manchmal ganz konventionell.

§ 95. Die zweite Hauptkomponente der Iris ist das bindegewebige Stroma, das Pigmentzellen enthält. Die Entwicklung seiner Masse steht in umgekehrtem Verhältnis zu jener der Muskulatur.

Je stärker das Stroma entwickelt ist, eine desto größere Steifigkeit, Festigkeit verleiht es im allgemeinen der Iris, also eine Eigenschaft, die der Wirkung der Muskeln ungünstig ist.

Bei den Fischen sind die spärlichen Muskelfasern in ein starkes bindegewebiges Stroma eingebettet. Bei den Amphibien und Säugetieren ist es im allgemeinen schon weniger massig entwickelt, immerhin bildet es die bei weitem größte Masse der Iris, und wenn man einen radiären Schnitt betrachtet, so bildet die Schnittfläche der Muskulatur, z. B. beim Menschen, nur einen recht geringen Teil der ganzen Fläche.

Auch hier sind es wieder die Wassersäugetiere, die das andere Extrem bieten. Das Stroma wird auf einige wenige Bindegewebszüge reduziert, die die Muskeln einhüllen, und auf einem Radiärschnitt nimmt z. B. beim Hyperoodon (Zahnwal) die Schnittfläche der Muskulatur den bei weitem größten Teil der Gesamtfläche ein. Bei Phoca vitulina würde sich das Verhältnis wohl noch ungünstiger für das Stroma stellen, denn hier tritt es gar nicht mehr als geschlossene Lage auf, sondern eigentlich nur als spärliches intra- oder perimuskuläres Bindegewebe.

Eine besondere Gestaltung bindegewebiger Apparate im Irisstroma finden wir da vor, wo an bestimmten Stellen der pupillare Rand der Iris mehr oder weniger fest fixiert ist, so dass er ihre allgemeinen Bewegungen nicht oder nicht so ausgiebig mitmacht. Es sind also vor allem Tiere, deren Pupille spitze Winkel aufweist, wie die schlitzförmige Pupille vieler Nachtraubtiere (s. Fig. 145).

Die specielle Morphologie dieser Befestigungsapparate entbehrt nicht des Interesses, doch würde es zu weit führen, sie hier darzustellen.

§ 96. Ihren funktionellen Ausdruck finden solche Befestigungsapparate wie gesagt in besonderer unregelmäßiger Gestaltung der Pupille, und wir können also durch eine Darstellung der verschiedenen Pupillenformen uns ein Bild von ihrem Vorkommen machen.

Als die typische Form der Pupille gilt stets der Kreis, und in der That kommt diese Gestalt sehr häufig vor, doch keineswegs ausschließlich. So sind elliptische Pupillen nicht selten. Entweder steht die große Achse der

Ellipse horizontal, wie dies bei Pferd, Rind, Ziege, Känguruh, Murmeltier, Bartenwalen u. s. w. der Fall ist, oder, ein viel seltenerer Fall, sie steht vertikal. Das kommt z. B. bei Otaria vor, wo allerdings mit dem Tode die Pupille kreisrund wird.

Bei der runden Pupille ist im allgemeinen die Ausdehnung des Gesichtsfeldes nach allen Seiten hin gleich groß, es sei denn, dass, wie es gelegentlich vorkommt, die Pupille nicht genau centriert ist, d. h. die Iris in den verschiedenen Meridianen verschieden breit ist. So liegt bei manchen Raubvögeln die Pupille etwas nasal verschoben, die Iris ist temporal breiter als nasal. Bei den Rochen ist die Pupille mitunter nach oben verschoben. Solche Lageänderungen, bezw. die auf diese Art hervorgebrachte verschieden starke Einschränkung des Gesichtsfeldes nach verschiedenen Richtungen, ist oft von biologischer Bedeutung.

Bei den Raubvögeln könnte es sich vielleicht um eine Begünstigung des binokularen Sehens handeln, bei den Rochen, die Grundformen sind, handelt es sich offenbar um eine Erweiterung des Gesichtsfeldes nach oben auf Kosten des unteren Teiles des Gesichtsfeldes, in dem doch nichts zu sehen ist.

Geringe Excentricität in der Lage kommt häufig vor. So ist z. B. beim Pferd und Zebra die Iris unten breiter wie oben, die Pupille also etwas nach oben verschoben. Der Unterschied der Irisbreite beträgt 1 bis 1,5 mm. Auch bei Periophthalmus kolreuteri ist die Iris unten etwa um $^1/_7$ breiter, wie oben.

Eine verschiedene Bedeutung verschiedener Teile des Gesichtsfeldes kann noch in allerlei anderen Einrichtungen, als nur in der excentrischen Lage seinen Ausdruck finden. So ist bei den großen Pflanzenfressern häufig der temporale Teil weiter, als der nasale, so dass die Form als eiförmig bezeichnet werden kann.

Diese Bildung, dass eine Stelle der Pupille viel weiter als die übrigen ist, kommt vielfach vor. Im typischen Falle kann man von einer Birnenform der Pupille sprechen. Das eine Ende ist weit und gleichmäßig gerundet, das andere geht mehr oder minder spitz zu.

Solche birnförmigen Pupillen findet man z. B. mehrfach bei Pinnipediern. Hier ist die Richtung der Längsachse horizontal und die größte Breite liegt an der nasalen Seite.

Unter den Halbaffen hat Pterodicticus potto (bei Tageslicht) eine birnförmige Pupille, die senkrecht steht und deren größte Breite nach unten liegt.

Um das Gesichtsfeld in begrenzten Bezirken einzuschränken, ohne dass die ganze Pupille stark verengt würde, sind an den verschiedenen Wirbeltierklassen höchst verschiedenartige Einrichtungen entwickelt.

Am längsten bekannt ist die Einrichtung mancher Rochen, die Leuckart (24) als das Operculum pupillare bezeichnet. Hier gehen vom

oberen Pupillarrande blatt- oder handförmig zerschlitzte Fortsätze aus, die Muskeln und Blutgefäße enthalten. Bei starker Ausdehnung verschließen sie die Pupille ganz oder fast ganz, eventuell so, dass nur nasal und temporal je eine kleine Öfinung übrig bleibt. Ähnliche Einrichtungen bestehen bei den Pleuronectiden (Leuckart), die mit den Rochen ja gemeinsam haben, dass sie flach am Meeresboden im flachen Wasser liegen und nach oben sehen, von wo sie Licht, gelegentlich sogar offenbar zu viel Licht erhalten.

Mutet bei Tieren, die in dem gedämpften Lichte des Meeres leben, eine so extreme Abblendungseinrichtung etwas sonderbar an, so erscheint sie beim Klippdachs (Hyrax capensis), dessen sonnige Heimat das südliche Afrika ist, recht verständlich. Diese Art der Abblendung steht völlig vereinzelt in der Tierreihe da und ist höchst bemerkenswert. Johnson (171), der sie fand, bezeichnet sie als ein Umbraculum, und in der That ist der Vergleich mit einem Sonnenschirm nicht ungeschickt. Es erhebt sich hier nämlich von der Fläche der Iris im oberen Teil eine schräggestellte Gewebsplatte, die in die Vorderkammer hineinragt und von oben her Licht abzublenden im stande ist, sie wirkt also ebenso wie das Operculum pupillare der Fische.

In ganz ähnlichem Sinne wirken wohl die sog. Traubenkörner (Flocculi) am oberen Pupillenrande der meisten Wiederkäuer. Beim Pferd und Zebra besonders stark ausgebildet bestehen sie aus stark pigmentierten körnerartigen Wucherungen, die einen Teil des oberen Pupillarrandes besetzen. Sie enthalten anscheinend keine Muskeln.

Das Operculum pupillare, das wir bei Fischen fanden, tritt noch einmal in der Wirbeltierreihe auf und zwar bei den Zahnwalen. Vom oberen Irisrande aus ragt hier ein nach unten konvexer Lappen in die Pupille hinein und schränkt das Gesichtsfeld nach oben ganz erheblich ein. Hierhin zu sehen hätte ja auch für die Wale, wenn sie nahe der Oberfläche schwimmen, keinen Wert, da sie doch nicht aus dem Wasser herauskönnen, dagegen muss das zum großen Teil durch totale Reflexion an der Oberfläche reflektierte Licht höchst störend wirken, wenn es ins Auge gelangt. Dies Licht wird nun durch das Operculum pupillare abgeblendet. Die Pupille erhält dadurch ein bohnenförmiges Aussehen. Diese Bohnen- oder Nierenform kommt auch bei Wirbellosen vor, z. B. findet sie sich bei manchen Cephalopoden und auch hier dürfen wir ihren Sinn wohl in derselben Richtung suchen, wie bei den Denticeten.

Diente das Operculum pupillare, das Umbraculum und die Flocculi (Traubenkörner) zur einseitigen Einschränkung des Gesichtsfeldes, so haben wir auch umgekehrt Einrichtungen, die lokal eine Erweiterung des Blickfeldes bewirken. Die Pupille erhält durch derartige Einrichtungen eine höchst ungewöhnliche auffallende Form. Zwei Fälle sind bekannt, in denen

nasal die Pupille eine lokale starke Vergrößerung zeigt, die aber nur schmal ist und stark an ein Colobom erinnert.

So schließt sich bei einer Baumschlange (Dryophis micterizans) an die im übrigen runde Pupille nasal ein langer Schlitz in der Iris an, in dem der Linsenrand deutlich sichtbar ist. Beer (140), der diese Einrichtung beschrieben hat, betont ihre Bedeutung für eine Vergrößerung des Gesichtsfeldes nach vorne. Wahrscheinlich hat dies Tier einen binokularen Sehakt (Fig. 144).

Der andere Fall bezieht sich auf einen Fisch: Chlorophthalmus agassizii, bei dem die Gestaltung genau dieselbe ist, wie bei der Baumschlange (Pütter), ein interessanter Fall von Konvergenz.

Die Beziehung der Pupillengestalt zur Ausdehnung des Gesichtsfeldes tritt sehr deutlich an der Iris des Vierauges (Anableps tetropthhalmus) zu Tage. Dieser Fisch, der in den Lagunen von Surinam lebt, schwimmt so, dass die Oberfläche des Wassers gerade sein Auge in eine über und eine unter dem Wasserspiegel gelegene Hälfte teilt, und diesem Zustande entspricht auch die Form seiner Iris, die zwei Pupillen hat, für jeden der beiden Sehräume eine.

Fig. 144.

Pupille einer Baumschlange (Dryophis micterizans). Nach Th. Beer. Vergr. ca. 4 fach. In der Pupille ist der nasale Linsenrand sichtbar.

Nicht alle die verschiedenartigen Formen der Pupillen lassen sich biologisch interpretieren, wir müssen ihr Vorkommen vielfach als gegeben hinnehmen.

Am auffallensten sind die Abweichungen von der Kreisform bei den Amphibien.

Bei Fröschen, Salamandern und unter den Reptilien bei den Geckonen (Iguanidae) sind die Pupillen fast rhombisch und zeigen häufig noch kleine Unregelmäßigkeiten, wie z. B. die marokkanische Kröte. Ganz auffallend ist die Pupille der Unke gestaltet.

Alle diese Angaben über Pupillenformen beziehen sich auf die Augen bei heller Beleuchtung. Nimmt die Belichtung ab, so erweitern sich ganz allgemein die Pupillen und mehr und mehr schwinden alle Formunterschiede, bis bei maximal erweiterter Pupille die meisten Wirbeltiere eine kreisrunde Pupille haben. Die Abweichungen von dieser Form sind, wo sie vorkommen, doch meist gering, z. B. bei der Unke (Bombinator).

Für viele Augen ist es beobachtet, dass sich Unregelmäßigkeiten der Form mit zunehmender Erweiterung ausgleichen, bei anderen können wir es mit hoher Wahrscheinlichkeit annehmen, z. B. bei den Zahnwalen.

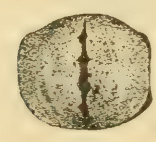
§ 97. Mit Absicht wurde bisher eine Form der Pupille gar nicht erwähnt, obgleich sie ziemlich verbreitet vorkommt, die spaltförmige Pupille,

wie sie bei der Katze und überhaupt bei den nächtlichen Raubtieren in so charakteristischer Weise ausgebildet ist und auch unter den Nachtraubvögeln, z. B. beim Uhu, bei heller Belichtung vorkommt, ebenso auch bei einigen Selachiern und einigen Schlangen, sowie beim Krokodil und Gecko (Fig. 145).

Diese Pupillen haben allem Anscheine nach noch eine andere Bedeutung, als nur die, das Licht möglichst stark abzublenden. Auch durch konzentrische Verengerung der Pupille kann eine fast beliebig starke Abblendung erzielt werden, was jedem einleuchtet, der z. B. die am Tage minutiös winzige Pupille des Faultiers (Choloepus didactylus) oder ähnlicher Dunkeltiere beobachtet hat, die von Stecknadelkopfgröße aber völlig kreisrund ist.

Wolfskehl (56) hat eine Vermutung ausgesprochen, die von Matthiessen unterstützt wird und wohl sicher das richtige treffen dürfte, wonach die spaltförmige Pupille wie ein stenopäischer Spalt wirkt, der bei bestehendem Astigmatismus es doch ermöglicht, unverzerrte Bilder in der Richtung des einen Meridians zu erhalten.

Fig. 145.



Pupille des Gecko bei diffusem Tageslicht. Nach Th. Beer. Vergr. ca. 5fach.

Die Vorfrage hierzu ist ja die, ob die Tiere mit spaltförmiger Pupille wirklich astigmatisch sind. Für das Katzenauge hat Wolfskehl einen, die physiologische Breite des menschlichen Auges nennenswert überschreitenden Astigmatismus nachgewiesen, so dass hier diese Beziehung wohl besteht.

Sichergestellt ist die Bedeutung der spaltengen Pupille als stenopäische Brille auch für den Seehund. Die Pupille ist bei ihm, sobald er auf dem Lande, also in relativ heller Beleuchtung lebt, äußerst eng, senkrecht spaltförmig (Johnson), sobald er ins Wasser kommt, erweitert sie sich zu einem großen kreisrunden Sehloch. Dass hier eine stenopäische Spalte die besten Dienste thun kann, wird ohne weiteres glaubhaft, wenn man bedenkt, dass nach Johnson die Myopie des Seehundsauges für Luft im vertikalen Meridian — 4 D. in horizontalen — 13 D. beträgt, dass also ein Astigmatismus von 9 D. besteht.

Der hochgradige Astigmatismus des Seehundes in Luft wurde durch Th. Beer bestätigt, und auch die Verwendung der Spaltenpupille als stenopäischer Spalt[1]).

Ob aber ganz generell diese Beziehung besteht, erscheint fraglich z. B. für die Selachier, bei denen es sich ja um Ausgleichung eines Hornhautastigmatismus natürlich nicht handeln könnte, da die Hornhautbrechung im

1) Nach brieflicher Mitteilung.

Wasser fortfällt, wo also eventuell nur ein Linsenastigmatismus in Betracht käme, dessen Existenz allerdings durch die Verschiedenheiten des Linsendurchmessers im vertikalen und horizontalen Meridian recht wahrscheinlich gemacht wird, der aber physiologisch noch nicht nachgewiesen ist.

§ 98. Der Grad der Erweiterungs- bezw. Verengerungsfähigkeit der Pupille ist bei den einzelnen Tieren ganz außerordentlich verschieden. Bei vielen Fischen ist die Lichtreaktion der Pupille ungemein träge und der Effekt der Kontraktion so gering, dass er nur durch vergleichende Messungen nachweisbar ist (Steinach 1890), aber schon in dieser Klasse kommen Formen mit lebhafter und ausgiebiger Veränderung des Pupillendurchmessers vor.

Eine Skala der relativen Erweiterungsfähigkeit lässt sich kaum aufstellen, überall wo das Bedürfnis vorliegt, sind auch Einrichtungen dazu entwickelt, mag es sich um Selachier handeln, bei denen die Rochen mit ihrem Operculum so bedeutende Veränderungen der Pupillengröße bewirken können, oder um den Seehund, der in Luft eine Pupille von 3,5 mm vertikaler Länge und 1 mm Breite hat, während sie im Wasser einen Kreis von 19 mm Durchmesser darstellt, so dass die Fläche mehr als das 80fache der Ausdehnung im Zustande der Verengerung umfasst.

Der Mechanismus, durch den die Muskulatur in Bewegung gesetzt wird, die überall diese Größenveränderungen bewirkt, kann verschiedenartig sein.

Er kann ganz an die Peripherie verlegt sein ohne Eingreifen irgend welcher nervöser Elemente, oder als Reflex auf nervösen Bahnen, die auch an Punkten, wo der äußere Reiz fehlt, Reaktionen hervorrufen.

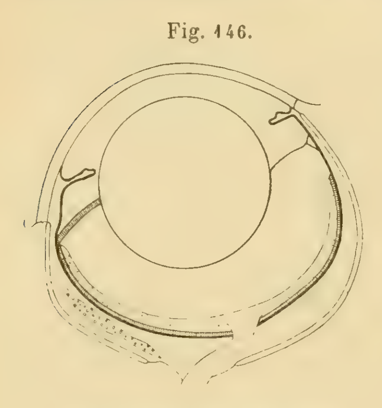
Eine rein muskuläre Reizbeantwortung haben wir in der Pupillenreaktion der Fische und Amphibien vor uns. Es liegt hier der allgemein physiologisch äußerst bemerkenswerte Fall vor, dass ein Muskel, der pigmentierte Dilatator iridis, direkt durch Licht reizbar ist. Die ausgeschnittene Iris zeigt die Erweiterung, d. h. Erschlaffung der Muskulatur bei Verdunkelung, und die Kontraktion bei Belichtung ebenso wie das ganze Auge. Hierbei sind aber die einzelnen Teile des Dilatator schon nicht mehr gleichwertig in bezug auf die Reaktionsfähigkeit für den Reiz, denn es ist nicht möglich, durch fokale Beleuchtung irgend eines Punktes der äußeren Iriszone eine Bewegung auszulösen, hierzu ist vielmehr nötig, dass das Licht die Gegend des Pupillarrandes trifft. Es beginnt dann sogleich im Bereiche der fokalen Beleuchtung eine kräftige Bewegung, die aber auch auf die benachbarten Sektoren der Iris übergreift (E. Steinach). In allen den Fällen, wo der Ursprung der Iriskontraktion ein rein muskulärer ist, bleibt diese Reaktion auf das gereizte Auge beschränkt, es besteht kein konsensueller Pupillarreflex, doch dürfen wir nicht behaupten, dass überall, wo der konsensuelle Pupillarreflex fehlt, die Irisbewegung auf direkter Muskelreizung

beruht, denn nicht nur den Fischen und Amphibien, sondern auch den Sauropsiden, Reptilien und Vögeln fehlt er, und bei letzteren mit ihren quergestreiften Irismuskeln dürfen wir nicht an direkte Lichtreizung denken. Bei den Säugetieren endlich erfolgt bei Helligkeitsveränderungen, die nur ein Auge betreffen, doch auf beiden die entsprechende Pupillenreaktion, die hier auf reflektorischem Wege reguliert wird.

Wenn wir sagen, die Pupillenerweiterung tritt bei schwacher Beleuchtung ein, so ist das eine sehr wenig fassbare Ausdrucksweise, denn was eine schwache Beleuchtung ist, das hängt ganz von der Höhe der Reizschwelle der einzelnen Tiere ab, über die wir nichts wissen. Für ein Vogelauge herrscht vielleicht schon Dunkelheit, wo wir von Dämmerung reden, und wo für nächtliche Tiere, etwa Halbaffen, Raubtiere u. s. w. erst die blendende Lichtintensität aufhört.

§ 99. Die Blutgefäße der Iris werden bei der Gesamtdarstellung der Ernährungseinrichtungen der Sehorgane ihre Besprechung finden, und ebenso jener kompliziert gebaute und in vieler Beziehung interessante Apparat, durch den die Iris in ihrem Umkreise an die äußere Augenhaut befestigt ist, das Ligamentum annulare und pectinatum, das offenbar seine Hauptbedeutung als Teil der Cirkulationseinrichtungen des Auges hat.

Fig. 146.



Vertikalschnitt durch das Auge von Periophthalmus kolreuteri.

Nur über die Stelle, an der die Iris in Verbindung mit der äußeren Augenhaut tritt, sind einige Bemerkungen am Platze. In den meisten Fällen fällt die Anheftungsstelle der Iris mit dem Corneoskleralrande zusammen, doch giebt es auch eine ganze Anzahl von Ausnahmen von dieser Regel, indem die Iris öfters eine Strecke weit hinter der Grenze der Cornea sich mit der Sklera verbindet, z. B. bei den Denticeten und Mysticeten. Viel auffallender ist aber ein Befund, der an dem seltsamen Schlammspringer der tropischen Mangrovewaldungen (Periophthalmus kolreuteri) zu erheben ist. Oben fällt hier die Irisanheftung an die Stelle des Corneoskleralrandes, unten dagegen liegt sie eine ganze Strecke von dieser Grenze entfernt im Bereiche der Cornea, eine Anheftungsstelle, die von keinem anderen Tiere bekannt ist (Pütter). Die biologische Bedeutung dieser Einrichtung ist unschwer einzusehen: für einen an schwache Beleuchtung gewöhnten Fisch sind beim Übergang zum Luftleben besondere Abblendungseinrichtungen nötig, und durch die beschriebene Art der Anheftung (s. Fig. 146) ist die Lichtmenge, die ins Auge gelangen

kann, erheblich eingeschränkt. Auffallend ist nur, dass die Abblendung in diesem Falle nicht, wie sonst üblich, entweder durch starke Kontraktilität der Iris oder, wenn sie schon strukturell festgelegt werden sollte, durch relative Verkleinerung der Cornea erzielt ist, ein Vorgang, der phylogenetisch ja ohne Zweifel stattgefunden hat.

Pigmentepithel und Iris sind nicht die einzigen Einrichtungen zur Abblendung allzustarken Lichtes, die im Tierreich vorkommen, obgleich ihre Bedeutung ungleich höher ist, als die einiger kleiner Bildungen, die hie und da vorkommen. Es ist ein bei Fischen gar nicht so seltener Fall, dass die Cornea in ihren oberen Teilen pigmentierte Stellen zeigt, die offenbar Licht, das schräg von oben kommt, also vor allem wohl das am Wasserspiegel total reflektierte Licht, auffangen, ihm den Weg ins Augeninnere verwehren. Solche Einrichtungen sind geeignet wie ein Operculum pupillare zu funktionieren, nur dass sie nicht beliebig entfernt werden können, wie das Operculum, das sich im Dunkeln kontrahiert.

Der erwähnte Periophthalmus hat eine derartige Einrichtung in Gestalt einer dunkel pigmentierten Zacke, die von oben her vom Corneoskleralrande aus in den Bereich der Cornea hineinragt. Auch bei Cephalopoden kann man derartiges gelegentlich beobachten.

Für die Abblendung von Licht spielen auch die Lider eine Rolle, die aber wegen ihrer Hauptfunktion erst bei den Schutzapparaten des Auges dargestellt werden sollen.

3. Kontrastapparate.

§ 100. Die Lichtintensitäten, bei denen gesehen wird, sind für sehr viele Augen größer, als dem Optimum der Unterschiedsschwelle entspricht, und diese Augen brauchen deshalb Abblendungsvorrichtungen für überschüssiges Licht, die dementsprechend sehr verbreitet vorkommen. Aber auch den Augen, denen gewöhnlich viel bezw. zuviel Licht zur Verfügung steht, kann es zu bestimmten Zeiten an genügendem Licht fehlen, und außerdem giebt es eine Reihe von Sehorganen, die stets unter Bedingungen zu funktionieren haben, die an der Grenze der Möglichkeit des Sehens stehen.

Für alle diese Bedingungen müssen Vorkehrungen getroffen werden, die geeignet sind, eine Beleuchtungsintensität zu schaffen, die zum Sehen ausreicht.

Das Prinzip, das ganz generell hierfür durchgeführt ist, ist das der Nebenbelichtung, d. h. es gelangt außer dem Licht, das durch den lichtbrechenden Apparat zu einem Bilde vereinigt ist, noch diffuses Licht ins Auge, das entweder überhaupt die brechenden Medien nicht passiert oder doch jedenfalls vermöge der Art seines Eindringens nicht zu Lichtpunkten oder auch nur biologisch verwendbaren Zerstreuungskreisen vereinigt wird.

Wenn man eine photographische Platte bei ganz schwacher Nebenbelichtung exponiert, so entsteht das Bild des abgebildeten Gegenstandes rascher, bezw. bei niederer Lichtintensität, ist aber viel unschärfer, verschleiert, als ein ohne Nebenbelichtung gewonnenes Bild. Wenn wir also Einrichtungen zur Nebenbelichtung bei Augen finden, so würden wir zu schließen versucht sein, dass hier, wie bei der photographischen Platte, eine Sensibilisierung durch die schwache Nebenbelichtung auf Kosten der Güte des Bildes erreicht sei.

Physikalisch betrachtet wird ein Bild durch Nebenbelichtung verschlechtert, und wenn die physiologische Bedeutung eines Netzhautbildes einfach von seiner physikalischen Vollkommenheit abhängen würde, so wäre es recht problematisch, ob der Vorteil der Nebenbelichtung, der in einer Verringerung der Reizschwelle bestehen könnte, nicht geringer wäre, wie der Nachteil, der durch Verschlechterung des Netzhautbildes bewirkt würde. Aber die Netzhaut ist keine einfache photographische Platte, denn sie verfügt, oder wenigstens das Auge als Ganzes, verfügt über eine Reihe von Einrichtungen, die eine physiologische Korrektur der physikalisch sehr unvollkommenen Bilder ermöglichen.

Das bekannte Helmholtz'sche Bonmot über die Unvollkommenheit des Auges bezieht sich ja nur auf das Organ als physikalischer Apparat, nicht auf das funktionierende Auge.

Wie unvollkommen jedes Netzhautbild ist, davon muss man sich eine klare Vorstellung machen, um einzusehen, wie absolut notwendig eine Ausgleichung dieser Unvollkommenheiten ist.

Auch mit vollkommensten optischen Hilfsmitteln ist es schlechterdings unmöglich, ein punktförmiges Bild auf der Retina zu entwerfen. Wird im Dunkelzimmer ein scharf umgrenzter, von einer tadellosen Linse entworfener Lichtfleck auf eine Netzhaut geworfen, so leuchtet sofort die ganze Retina auf, da in ihren verschiedenen Schichten das Licht derart gebrochen und reflektiert, durch totale Reflexion weitergeleitet und wieder gebrochen wird, dass über die ganze Ausdehnung des Sehepithels Licht verbreitet wird. In noch viel höherem Maße muss eine solche diffuse Verteilung des Lichtes erfolgen, wenn die optischen Medien, wie das ja bekanntlich beim Auge im hohen Maße zutrifft, weder vollkommen homogen noch frei von sphärischer und chromatischer Aberration, noch anastigmatisch sind. Der Zustand der Netzhaut bei Einwirkung irgend eines Bildes ist also der, dass das ganze Epithel diffus erleuchtet ist und auf diesem Hintergrunde sich die Objekte als hellere Partien mit verwaschenen und farbigen Rändern abheben.

Trotzdem sehen wir selbst kleine Objekte: zwei dicht nebeneinander stehende Sterne, die Buchstaben des Diamantdruckes u. s. w. mit scharfen Konturen und völlig getrennt. Und wenn im vollkommen Dunkeln ein Lichtpunkt erscheint, so empfinden wir nicht das ganze Gesichtsfeld als

hell und das Objekt nur als heller, sondern wir sehen den Punkt hell auf völlig dunklem Grunde.

Die Einrichtung, durch die das Auge diese Verarbeitung des Bildes erreicht, besteht in der eigentümlichen Fähigkeit, die wir als Kontrast bezeichnen.

Für das Verständnis einer Reihe von Einrichtungen, die wir bei den verschiedensten Wirbeltieren finden, ist diese Eigenschaft des Auges von größter Bedeutung.

Inwieweit die im folgenden beschriebenen Einrichtungen unter diesem Gesichtspunkte betrachtet werden können, soll am Schluss des Abschnittes erörtert werden, hier ist zunächst nur die fundamentale Thatsache festgestellt, dass eine schwache diffuse Erleuchtung des Augengrundes in der Umgebung des gesehenen Gegenstandes kein Nachteil ist, ja sogar durch Vermittelung des Kontrastes zum Vorteil werden kann.

Die Einrichtungen, deren Erfolg in einer schwächeren oder stärkeren Nebenbelichtung besteht, sind sehr verschiedener Natur.

Entsprechend der Notwendigkeit der Bildverstärkung durch Nebenbelichtung, die entweder permanent oder nur zu bestimmten Zeiten besteht, sind die Einrichtungen, die Lichtundichtigkeit bewirken, teils rein funktioneller Natur, teils sind es strukturelle Eigentümlichkeiten, die dauernd bestehen. Von den funktionellen Einrichtungen, die hierher gehören, ist die Wanderung des Pigmentes in den Zellen des Außenblattes der Retina allgemein bekannt.

Eine vollständige Kontraktion des Pigmentes in den Zellkörpern stellt einen Zustand her, in dem, physikalisch betrachtet, von einem einigermaßen scharfen Bilde gar keine Rede mehr sein kann. Jedes Lichtbündel, das ins Auge fällt, muss bei dieser Pigmentstellung eine diffuse Erleuchtung der ganzen Retina zur Folge haben. Aber dieser Zustand tritt nur bei äußerst schwacher Belichtung ein.

In einer großen Anzahl von Fällen ist nun das Außenblatt der Retina gar nicht mehr als Pigmentblatt entwickelt, eine Abblendung durch Umhüllen der einzelnen Sehelemente mit Pigment ist nicht möglich, denn die Zellen des Außenblattes stellen endothelartige flache pigmentlose Zellen dar, die dem Durchtritt des Lichtes keinerlei Hindernis bereiten.

§ 101. In vielen derartigen Fällen liegt dann hinter dem Außenblatt, in den vitralen Schichten der Chorioidea, ein sog. Tapetum lucidum, das noch näher besprochen werden wird.

Zwischen dem Zustande völliger Durchsichtigkeit und Reduktion zu einer endothelartig flachen Zellschicht und der vollen Entwicklung des Pigmentepithels mit langen, bei Belichtung mit Pigment erfüllten Fortsätzen, bestehen allerhand Übergänge.

So haben die Zellen bei Myxine glutinosa keine Fortsätze, die zwischen die Sehelemente eindringen, sondern zeigen auf der vitralen Seite nur schwache höckerige Vortreibungen, und bei Proteus anguineus fehlen selbst diese. Beim Beuteldachs (Perameles) sind die Zellen flach, haben kaum Fortsätze und enthalten nur wenig feinkörniges Pigment.

Die Funktion des Außenblattes in bezug auf die Herstellung diffuser Nebenbelichtung bei schwacher Beleuchtung beschränkt sich aber nicht auf das Negative, auf den Fortfall der Lichtabsorption in dieser Schicht, sondern es findet bei vielen Tieren eine Ausbildung des Außenblattes als Lichtreflektor statt, das Außenblatt wird zum retinalen Tapetum lucidum. Dies ist bei Teleostiern und Reptilien in ausgedehntem Maße der Fall. Das Außenblatt der Retina ist hier sehr häufig vollgestopft mit Mikrokrystallen, die nach Kühne's Untersuchungen aus Guaninkalk bestehen und das Licht nach allen Seiten stark reflektieren. Die Farben, die hierdurch zu stande kommen, sind zum Teil glänzend und geben den Augen der Tiere ein prächtiges Aussehen, da sie die Pupille in ihren Farben erglänzen lassen. Bei Augen mit guter Abblendung erscheint die Pupille stets schwarz, bei Tieren, die irgend welche Lichtundichtigkeiten am Auge haben, gleichviel ob retinale oder chorioideale Tapeta, oder nur Pigmentmangel, treten dagegen alle möglichen Farben auf.

So erscheint die Pupille bei Scorpaena scrofa rot, bei Lophius piscatorius blau, bei Serranus und Trachinus grün, bei Pomatomus telescopium hellgraugrün.

Auf den interessanten Fall von Abramis brama (Exner), bei dem im Außenblatt der Retina sowohl Pigment wie Guaninkalk enthalten ist und je nach der Lage beider Bestandteile, die vom Licht abhängig ist, der Guaninkalk als Tapetum lucidum oder das Pigment als abblendende Hülle wirkt, wurde schon oben hingewiesen.

Die Ausbildung eines retinalen Tapetum lucidum ist auf Fische und Reptilien beschränkt, bei Amphibien scheinen Tapeta lucida überhaupt zu fehlen, und in den zahlreichen Fällen, in denen bei Mammalien Tapeta entwickelt sind, gehören diese Bildungen der Chorioidea an, und das Pigmentepithel ist in der oben beschriebenen Weise zu einem flachen Endothel reduziert.

Bei Vögeln kommen leuchtende Augenhintergründe kaum vor, der einzige Fall, in dem ein Tapetum beschrieben ist, bezieht sich auf den Strauß, und hier ist es ein retinales Tapetum, so dass also auch in diesem Punkte die nahe Verwandtschaft der Sauropsiden hervortritt.

Die Selachier zeigen oft leuchtende Augenhintergründe und hier scheint es sich wie bei den Säugetieren um ein chorioideales Tapetum zu handeln, denn es folgt auf die Choriocapillaris eine Schicht polygonaler Zellen, die, ganz wie das Tapetum der Säugetiere, pigmentfrei ist. Auch unter den

Teleostiern giebt es nicht nur retinale, sondern auch chorioideale Tapeta besonders bei Tiefseeformen, z. B. Pomatomus telescopium. Im Bezirk derselben entbehrt das Außenblatt des Pigmentes, doch ist die Reduktion nicht immer vollständig, es finden sich gelegentlich pigmentierte Flecken, Pigmentinseln auf dem hellen Augenhintergrunde.

Bei den Ganoiden hat der Stör (Acipenser) ein chorioideales Tapetum, das aus Zellen aufgebaut ist, die Haufen kleiner silberglänzend irisierender Plättchen enthalten, wie sie auch bei Rochen und Haien vorkommen.

Das chorioideale Tapetum lucidum liegt stets zwischen der Choriocapillaris und dem eigentlichen bindegewebigem Stroma der Aderhaut und ist aus Zellen aufgebaut.

Man unterscheidet nach dem Habitus der Zellen gewöhnlich zwischen einem Tapetum cellulosum und Tapetum fibrosum und glaubte damit einen wesentlichen Gegensatz beider Gebilde zu bezeichnen. Ein solcher Gegensatz besteht nicht, in beiden Fällen sind Zellen die konstituierenden Elemente der Tapeta, und nur in den Formen bestehen Verschiedenheiten. Nimmt man die Bezeichnungen nur als die Hindeutung auf zwei besonders charakteristische Habitusbilder desselben Gebildes, so ist gegen ihren Gebrauch nichts einzuwenden.

Tapeta lucida kommen bei Säugetieren sehr verbreitet vor: bei Marsupialiern, bei Denticeten, Mysticeten, Artiodactylen, Perrissodactylen, Carnivoren, Pinnipediern, Prosimiern. Die letzten drei Ordnungen haben nach der gewöhnlichen Bezeichnung Tapeta cellulosa, die ersten nur Tapeta fibrosa.

Ein typisches Tapetum cellulosum, wie es etwa die Carnivoren und Pinnipedier besitzen, ist aufgebaut aus mehr oder weniger zahlreichen Schichten von Zellen, deren Querschnitt rechteckig erscheint, die also parallelepipedische Gestalt haben. Die kleinen kugligen Kerne liegen meist in der Mitte der Zellen. Die Zahl der Schichten ist wechselnd, bei Gulo borealis sind es 4—5, beim Löwen 8—10, bei Pinnipediern steigt die Zahl, bei Phoca vitulina auf 16—18 und bei Phoca barbata gar auf 30—35, quantitativ wohl die höchste Entwicklung, die das Tapetum cellulosum überhaupt erreicht.

Wie wenig durchgreifend der Unterschied von Tapetum cellulosum und fibrosum ist, zeigt das Tapetum von Halichoerus gryphus, der Kegelrobbe, das zwar als das Tapetum eines Pinnipediers unzweifelhaft ein Tapetum cellulosum ist, dessen Zellen aber so langgestreckt, fast faserartige sind, dass man es ohne weiteres als Mittelding zwischen Tapetum cellulosum und fibrosum ansprechen könnte.

Das Tapetum fibrosum, wie es im Auge der Artiodactylen und Perrissodactylen sowie der Mysticeten und Denticeten vorkommt, besteht aus sehr langgestreckten faserartigen Zellen, deren kleine runde Kerne in der Zellmitte stets deutlich erkennbar sind. Sie bieten also im Bau nichts

neues und nur ihre quantitative Entwicklung ist bemerkenswert, indem im äußersten Falle, wie ihn die Zahnwale, speciell Hyperoodon rostratus darstellt, das Tapetum ungefähr die Dicke der ganzen übrigen Chorioidea erreicht, was bei der enormen Dicke dieser Haut schon etwas sagen will.

Außer den Zellen beteiligen sich noch Kapillaren am Aufbau des Tapetum. Das Tapetum ist ja eingeschoben zwischen die Blutgefäße der Chorioidea und ihre kapillare Endausbreitung in der Choriocapillaris, und es ist höchst charakteristisch für die Struktur eines Tapetum, dass es nur stark erweiterte Kapillaren, keine anderen Blutgefäße enthält. Selbst die gewaltig dicken Tapeta der Pinnipedier und Denticeten werden nur von Kapillaren durchsetzt, die die bedeutende Weite von 10—30 μ haben.

Die Farben des Tapetum kommen in beiden Formen der Tapeta auf dieselbe Weise zu stande. Es sind nicht Interferenzfarben durch Reflexion des Lichtes an dünnen Schichten erzeugt, dazu sind die Zellschichten bezw. Faserzelllagen viel zu dick, sondern sie beruhen überall auf der Anwesenheit doppelbrechender Mikrokrystalle, die in den Zellen liegen. Unter Einwirkung von Salzsäure lösen sie sich mit Gasentwicklung (CO_2) und die Farbe wird sogleich zerstört, während Verquellen und Faulen der Zellen die Farben nicht zum Verschwinden bringt.

Fast alle Farben des Spektrums finden sich an den leuchtenden Augenhintergründen, die manchmal ein überaus prächtiges Bild geben, von dem der große Atlas der Augenhintergründe der Säugetiere, den Johnson geliefert hat, eine lebhafte Vorstellung gewährt. Im allgemeinen überwiegen die roten und gelben Farbentöne, doch sind auch grüne Farben nicht selten. Bei den Wassersäugetieren kommen vorwiegend Blau und Dunkelgrün als Farben vor, entsprechend dem Überwiegen der blaugrünen Strahlen in schon relativ geringen Wassertiefen, ebenso bei Selachiern (Franz). Ganz isoliert steht der Fall des Weißwals (Delphinapterus leucas) unter den Walen nicht nur, sondern unter allen Säugetieren, bei dem der Augenhintergrund fast vollkommen weiß, mit einem geringen hellgelben Ton gefärbt ist. Es steht diese helle Farbe des Tapetum offenbar in korrelativer Beziehung zu der Pigmentarmut dieses Tieres im allgemeinen. Weiß erscheint auch der Augenhintergrund des Alligators mit seinem retinalen Tapetum, bei dem man in vivo den Sehpurpur auf dem weißen Grunde erkennen kann (Abelsdorff 130).

Silbergraue Tapeta kommen gelegentlich vor, z. B. bei Macrorhinus.

Eine Aufzählung des Vorkommens der verschiedenen Farben würde hier zu weit führen.

Durchaus nicht in allen Augen, die durch den Besitz eines Tapetum ausgezeichnet sind, reicht dieses Gewebe über die ganze Ausdehnung des Sehepithels, vielmehr sind es vielfach besondere begrenzte Bezirke, die derart ausgebildet sind, und zwar Bezirke, von denen wir annehmen dürfen,

dass sie besondere biologische Bedeutung haben, dass sie den funktionell am besten ausgestalteten Stellen des Sehepithels, den stark betonten Punkten des optischen Raumes entsprechen. Demnach sind Verschiedenheiten in der Ausdehnung des Tapetum je nach der Lebensweise zu erwarten, eine Erwartung, die durch die Thatsachen völlig bestätigt wird.

Am häufigsten nimmt das Tapetum lucidum, wenn es nur geringe Ausdehnung hat, den Raum nach oben und außen vom Optikuseintritt ein, also die Gegend der Augenachse, und besonders auch den Bezirk binokularen Sehens.

Bei Fischen, die in oberflächlichen Meeresschichten leben, hatten wir schon erfahren, dass dem Licht, das von der total reflektierenden Meeresoberfläche zurückgeworfen wird, durch besondere Einrichtungen der Eintritt ins Auge verwehrt wird, der biologisch wichtigste Teil des optischen Raumes liegt aber für diese Tiere nach unten, von wo Angriffe drohen, wo Beute zu finden ist und wo eine schwächere Beleuchtung herrscht. Dementsprechend sind Tapeta hier im oberen Bulbusteil, dem unteren Teil des optischen Raumes entsprechend, häufig ganz ausschließlich entwickelt. Bei den Wassersäugetieren, die durch die ausgedehntesten Tapeta unter den Säugetieren gekennzeichnet sind, dehnt sich die lichtreflektierende Fläche über den ganzen Augenhintergrund, und in den meisten Fällen ist eine Bevorzugung bestimmter Bezirke nicht zu erkennen, doch sind manchmal einzelne Stellen besonders lebhaft und glänzend gefärbt, z. B. bei Phocaena ein relativ enger Bezirk im äußeren Teil des Bulbus, der also einer Stelle des optischen Raumes entspricht, die weit nach vorne, in der Bewegungsrichtung des Tieres gelegen ist.

Sind es in diesem Fall bestimmte Abschnitte des Sehepithels, an denen ausschließlich oder besonders stark Einrichtungen für Nebenbelichtung vorkommen, so kann ein derartiger Unterschied sich auch auf bestimmte Sehelemente beziehen.

Kühne machte die höchst bemerkenswerte Beobachtung, dass beim Turmfalken die Zapfen, die rote und orange Öltropfen enthalten, dicht von Pigment umhüllt sind, während um die Zapfen, die gelbgrüne Ölkugeln enthalten, weite helle unpigmentierte Höfe zu sehen waren.

Dies Bild von der Entwicklung der Einrichtungen, die dazu dienen, das Sehepithel mit schwachem diffusem Licht zu beleuchten, würde ganz unvollständig sein, wenn wir uns auf die Darstellung der Verhältnisse bei Wirbeltieren beschränken wollten. Ein Blick auf die Verbreitung derartiger Vorkehrungen im ganzen Tierreich wird die Überzeugung von der hohen biologischen Bedeutung der Nebenbelichtung für das Sehen bei Lichtintensitäten, die in der Nähe der Reizschwelle liegen, wesentlich befestigen.

Die physikalischen Mittel, durch die lichtreflektierende Schichten geschaffen werden, sind auffallend einförmig im ganzen Tierreich. Fast aus-

nahmslos sind es Mikrokrystalle, die hier Verwendung finden. Ob die chemischen Mittel ebenso gleichförmig sind, ist zweifelhaft, denn wenn auch in untersuchten Fällen bei Selachiern und Teleostiern sich stets Guaninkalk als die Substanz der Krystalle ergeben hat, so muss man doch bedenken, dass in anderen Fällen, wo starke Lichtreflexion vorkommt, z. B. bei den glänzenden Farben mancher Meeresalgen, Plättchen, die aus Eiweiß bestehen, das Substrat sind, das diesen Effekt zu stande bringt (Berthold).

Um so bemerkenswerter ist der Fall der silberglänzenden Augenhintergründe einiger Schmetterlinge, bei denen es feine Verästelungen von Tracheen sind, die durch die totale Reflexion an den luftgefüllten Röhrchen den Glanz zu stande kommen lassen, z. B. bei Plusia chrysetis, einem Nachtschmetterling (Leydig). Der wechselnde Luftgehalt der Tracheen soll ein verschieden starkes Leuchten dieser Augenhintergründe zur Folge haben.

Sonst beruhen die Farben auch bei Wirbellosen, wie gesagt, nur auf der Anwesenheit von Mikrokrystallen oder wenigstens einer körnigen Masse, die ein ganz außerordentlich hohes Lichtbrechungsvermögen besitzt. Bei einem Krebse (Pisa) ist der Brechungsindex sicher höher als 1,6, da die Körnchen noch in Damarharz, ja sogar in einem Gemenge von Anilin und Monobromnaphthalin Licht reflektieren. Die einzelnen Teilchen, Körnchen oder Mikrokrystalle, aus denen die wirksame Substanz der Tapeta besteht, sind durchsichtig, trotzdem lässt das Tapetum als Ganzes kein Licht hindurch. Die Farben und der Glanz der Tapeta kommen auf dieselbe Art zu stande, wie die weiße Farbe des Schnees und der Milch, d. h. durch immer wieder und wieder erfolgende Brechung und Reflexion an den Flächen der einzelnen Teilchen. Schon aus dieser Art der Entstehung der Tapetumfarben geht hervor, dass das vom Tapetum reflektierte Licht nach sehr verschiedenen Richtungen strahlt. Würde es hauptsächlich nach einer Richtung geworfen werden, so müsste das Tapetum spiegeln, was nicht der Fall ist. Das Licht, das vom Tapetum kommt, ist stets zerstreutes Licht (Exner).

Zuerst in der Tierreihe finden wir Tapeta wohl in specifischer Ausbildung bei Mollusken. Bei den Pectiniden verleiht es den Augen einen herrlichen metallischen Glanz (Rawitz 77), es besteht hier, z. B. bei Pecten und Spondylus, nur aus einer einzigen großen Zelle (Hesse 165), die zahlreiche Körnchen und Stäbchen als lichtbrechende Elemente enthält.

Bei den Krebsen sind die Langschwänze fast ausnahmslos mit leuchtenden Tapeten ausgestattet, entsprechend ihrer nächtlichen Lebensweise, nur Scyllaris hat keins, unter den Brachiuren (Krabben) kommt es bei Carcinus maenas, Dromia vulgaris und Galathea vor, fehlt dagegen bei Portunus, Maja, Pagurus und Squilla.

Zur Erläuterung der Verbreitung von Nebenbelichtungsapparaten bei Insekten mögen nur die folgenden Angaben dienen. Bei Machilis (Thysa-

nura), den Männchen von Cloëon (Ephemerida), Agrion und Aeschna (Libellulidae) besitzen die Stirnaugen glänzende Tapeta, von denen der Nachtschmetterlinge war schon mehrmals die Rede. Unter den Spinnen kommen Tapeta in Beziehung zur Lebensweise im Dunkeln vielfach vor, so sind sie stark entwickelt bei den Ageleniden, Amaurobiaden, Drassiden, Dysderiden und bei Atypus, während sie bei den sonneliebenden Attiden fehlen (Bertkau 63).

§ 102. Besteht die Bedeutung der Tapeta lucida darin, dass sie Licht, das bereits die rezipierenden Elemente passiert hat, diffus im Auge zerstreuen, so kann derselbe Erfolg: eine schwache diffuse Beleuchtung des ganzen Augeninnern auch auf andere Weise erreicht werden: dadurch dass Licht ins Auge gelangt, das gar nicht durch brechende Medien konzentriert wird, sondern sich sogleich nach dem Eintritt über alle Gewebe des Augeninnern verteilt.

Am verbreitetsten treten Einrichtungen derart in Gestalt der sog. aphakischen Räume auf.

Bei Hellaugen, die ihre volle Lichtdichtung haben, bedeckt der Irisrand stets die peripheren Linsenbezirke vollständig, die ja auch meist nicht zu optischer Funktion geeignet erscheinen.

Je mehr die Beleuchtung sinkt, desto weiter wird die Pupille, desto peripherere Linsenteile treten in Funktion, was eine Verschlechterung der physikalischen Bilder zur Folge hat.

Die Verschlechterung der Sehschärfe bei Benutzung peripherer Linsenpartien, d. h. bei weiter Pupille, ist von theoretischem Interesse für die Theorie des Sehens bei schwacher Lichtintensität und schwacher Nebenbelichtung. Während nämlich bei starker und mittlerer Lichtintensität die Sehschärfe durch Erweiterung der Pupille ganz erheblich leidet, hört eine derartige Verschlechterung der Sehschärfe durch weite Pupille bereits bei einer Lichtintensität von ca. 1 Meterkerze auf (Hummelsheim 143a). Bei dieser Lichtintensität schädigt das schwache diffuse Licht der großen Zerstreuungskreise, die von den peripheren Linsenpartien geliefert werden, das Sehen nicht mehr, jedenfalls ist die Beeinträchtigung durch diese Nebenbelichtung geringer, als die Verbesserung, die durch die größere Lichtmenge bewirkt wird, die bei weiter Pupille ins Auge gelangt.

Geht die Kontraktion der Iris sehr weit, bezw. ist die Linse im Vergleich zum Corneadurchmesser klein, so kann es kommen, dass die Pupille größer wird als die Linse im Durchmesser, und dass derart ein funktioneller aphakischer Raum entsteht. Durch direkte Beobachtung ist ein derartiger (funktioneller) aphakischer Raum noch nicht festgestellt, doch darf man sein Vorkommen in einer Säugetierordnung mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit behaupten. Es handelt sich um die

Wale, Zahnwale wie Bartenwale. Nimmt man einen, in Rücksicht auf die ungeheuere Entwicklung der Irismuskulatur nur sehr mäßigen Grad der Kontraktilität der Iris an, so ergiebt das doch schon erhebliche aphakische Räume für die voll erweiterte Pupille. Nach ungefährer Berechnung müssten sie für die Zahnwale 4—6 mm breit sein, d. h. der Pupillendurchmesser müsste den Linsendurchmesser um diese Werte übertreffen, und für die Bartenwale würde man sogar Werte von 6—12 mm erhalten.

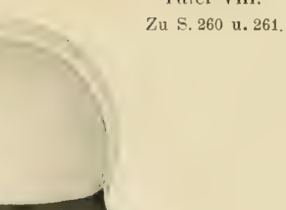
Viel mehr wie über die funktionellen, wissen wir über die beständigen aphakischen Räume. Die Fische sind die große Fundgrube für derartige Einrichtungen. Th. Beer beschreibt für eine große Reihe von Fischen aphakische Räume. Entweder ist ringsum in allen Meridianen der Linsenrand gerade noch in der Pupille sichtbar, oder es liegt sogar ein deutlicher Abstand zwischen Linsenrand und Pupillarrand, z. B. bei Ctenolabrus iris und anderen Ctenolabrusarten (Pütter), oder es besteht in den verschiedenen Meridianen eine verschiedenartige Ausbildung der aphakischen Lichteintrittspforten.

Am häufigsten ist dann nasal ein halbmondförmig oder dreieckig gestalteter aphakischer Raum vorhanden, z. B. bei Centriscus scopelax L., Exocoetus evolans L., Gerres rhombeus, Paralabrax clathratus, Gadiculus argenteus, Scopelus rafinesquii. Ein aphakischer Raum, der nur in der temporalen Seite entwickelt wäre, ist nicht bekannt, dagegen kommen öfters gleichzeitig nasal und temporal gelegene aphakische Spalten oder Räume vor, z. B. bei Peristhetus cataphractum L., wo ein solcher temporal schwächer ausgebildet ist, oder bei Labrus mixtus. Bei Fistularia wurde bei einem Exemplar nur nasal ein aphakischer Raum beobachtet, während ein anderes auch temporal den Raum zeigte (Pütter).

Ganz ungewöhnlich sind noch einige aphakische Räume, die nur bei vereinzelten Formen anzutreffen sind. So hat Mugil brasiliensis Agass. einen höchst geräumigen, nach oben gelegenen aphakischen Raum, wie es sonst nirgends bekannt ist. Auf dem aphakischen Raum von Chlorophthalmus agassizi, der sich nasal, colobomartig an die Pupille anschließt, wurde schon hingewiesen, ebenso auf die gleiche Einrichtung bei Dryophis micterizans (s. Fig. 144).

Andere lichtundichte Stellen, als im Umkreis der Linse, finden sich bei Wirbeltieren nicht, wohl kann es soweit kommen, dass die Iris überhaupt vollkommen schwindet, wie Brauer es für verschiedene Tiefseefische nachgewiesen hat, aber der übrige Lichtschutz, die Chorioidea bleibt in ganzer Ausdehnung erhalten.

§ 103. Von der Vorstellung, dass aphakische Räume immer in naher räumlicher Beziehung zur Linse liegen müssten, befreit uns sogleich die Betrachtung der Heteropoden.



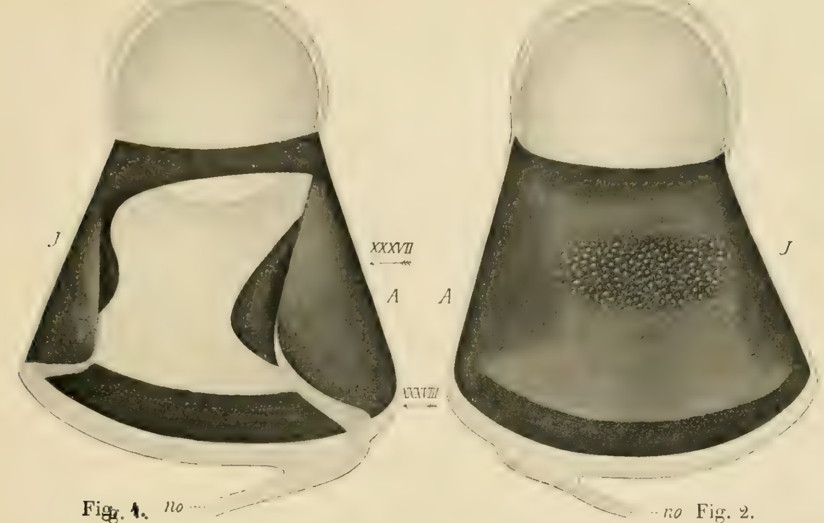


Fig. 1. Fig. 2.

Auge von Carinaria mediterranea. Vergr. 20fach nach Hesse. Fig. 1 von der ventralen, Fig. 2 von der dorsalen Seite gesehen, zeigen die »Fenster« im Pigmentmantel.

J A J
LXIX
no no

Fig. 3. Fig. 4.

Auge vom Pterotrachea coronata. Vergr. 30fach, Fig. 3 von der dorsalen, Fig. 4 von der ventralen Seite gesehen, nach Hesse. *A* außen, *J* innen.



Bei diesen eigenartigen Augen ist die Pigmenthülle, die der Chorioidea funktionell entsprechend das Licht abhält, das nicht in der Richtung der Augenachse durch die Linse ins Auge kommt, an mehreren Stellen unterbrochen durch sog. »Fenster«. Die Fenster liegen bei Carinaria auf der dorsalen Seite des Bulbus, an der Ventralseite fehlt das Pigment nur in ganz engen Lücken, die wie Sieblöcher den Pigmentmantel durchbrechen (s. Taf. 8, Fig. 1 u. 2). Da Carinaria, wie überhaupt die Heteropoden, mit der Bauchseite nach oben schwimmt, so liegt das große dorsale Fenster nach der Wassertiefe zu, aus der schwaches reflektiertes Licht ins Auge gelangen kann, während nach der hellen Meeresoberfläche hin die reichliche Pigmentierung das Licht abfängt (Hesse 125).

Bei Pterotrachea coronata liegt dorsal und ventral je ein Fenster (s. Taf. 8, Fig. 3 u. 4), und hier ist eine höchst auffallende Einrichtung getroffen: Die Augenwand hat an bestimmten Stellen pigmentierte Verdickungen, die so angeordnet sind, dass das Licht, das durch die Fenster ins Auge gelangt, nicht direkt zum Sehepithel vordringen kann, vielmehr zum großen Teil an diesen Pigmentwülsten absorbiert wird (Hesse, s. Taf. 9). Es wird also das Licht, das durch die Fenster eintritt, infolge der vielfachen Brechung und Reflexion im Emplem und an der Hinterfläche der Linse das ganze Augeninnere und auch das Sehepithel schwach diffus beleuchten, ohne dass stärkere Lichtbündel von derselben Richtung als Nebenbelichtung auf die Retina gelangen können.

Dass die »Fenster« des Heteropodenauges außer ihrer Wirkung für die Nebenbelichtung auch für die Vergrößerung des Sehfeldes von Bedeutung sind, geht aus ihrer nahen Beziehung zu den Gruppen von Nebensehzellen hervor, die außer der eigentlichen Retina noch im Heteropodenauge vorkommen. Diese Nebensehzellen liegen den Fenstern gegenüber, und wo sie fehlen, wie bei Oxygyrus, fehlen auch die »Fenster« (Hesse). Immerhin, wie groß auch die Bedeutung der »Fenster« zur Vergrößerung des Sehfeldes sein mag, bleibt die Thatsache bestehen, dass das Augeninnere von ihnen aus mit diffusem Licht erleuchtet wird, das nirgends durch brechende Medien zu einem Bilde vereinigt wird.

§ 104. Bei den Heteropoden findet sich noch eine Einrichtung, die denselben Effekt hat, wie die Fenster: diffuses Licht ins Augeninnere zu senden.

Die Linse des Heteropodenauges wird nämlich von dem Pigmentmantel nicht bis über den Äquator hinaus umhüllt, sondern dieser endet schon proximal vom Linsenäquator, so dass ca. $^2/_3$ der ganzen Linse frei den Lichtstrahlen zugänglich sind (s. Taf. 8). Der Erfolg eines derartigen Zustandes kann nicht zweifelhaft sein. Selbst wenn die Linse eine ideal vollkommene Periskopie besäße, könnte sie doch nur Strahlen, die vor dem

Äquator auffallen, im Augeninnern zu Bildern vereinigen. Strahlen, die die Hinterfläche der Linse treffen, würden zum Teil auf der Vorderfläche wieder austreten, zum Teil aber müssen sie auch an der Linsenvorderfläche reflektiert werden, ein Vorgang, der in der Dioptrik des Auges ja sehr bekannt ist und zur Entstehung der PURKINJE-SANSON'schen Spiegelbildchen führt. Dieses reflektierte Licht, das von hinten kommt, muss also ins Auge gelangen und offenbar dazu dienen, eine diffuse Beleuchtung des Augeninnern herzustellen. Ausgeschlossen erscheint es nicht, dass auch dieser Zustand zu einer Vergrößerung des Sehfeldes dienen könnte.

Mit diesem Besitz einer über den Äquator hinaus aus dem Sehloch hervorragenden Linse stehen die Heteropoden nicht allein da, der Zustand findet sich noch bei Fischen und zwar nur bei Tiefseeformen, also bei Tieren, die überhaupt mit vielen Nebenbelichtungseinrichtungen versehen sind.

Eine zu etwa $^2/_3$ dem Licht zugängliche Linse fand sich bei Argyropelecus hemigymnus, und ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Centriscus scopelax, beides Formen, deren Augen auch sonst Einrichtungen zur Nebenbelichtung besitzen (PÜTTER).

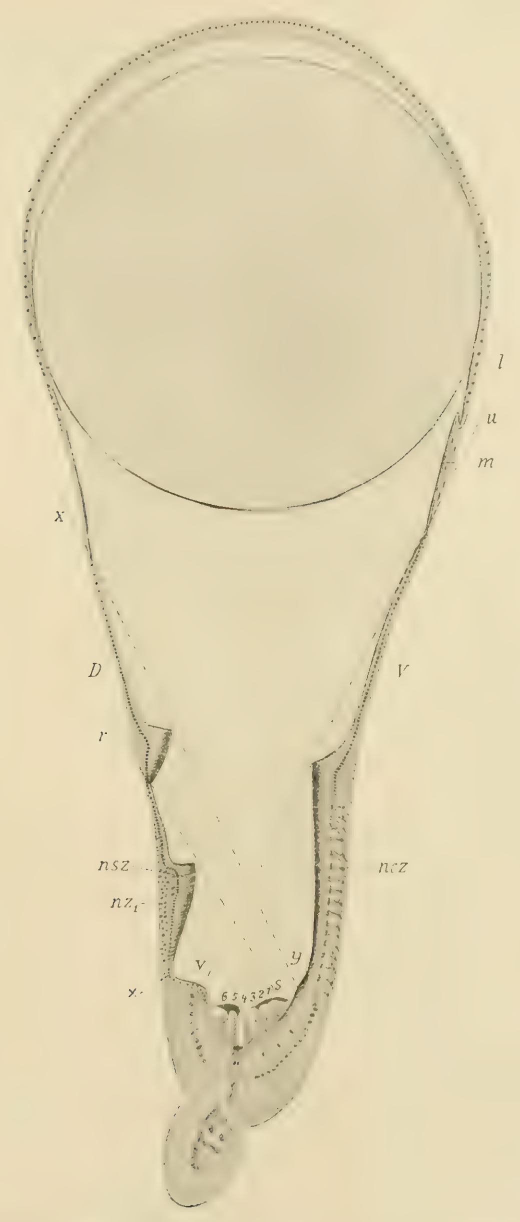
§ 105. Die auffallendste Methode aber, um Nebenbelichtung zu erzielen, die geradezu abenteuerlich anmutet, haben eine größere Anzahl Tiefseefische aufzuweisen, die durch BRAUER bekannt geworden sind.

Bei allen bisherigen Einrichtungen wurde zur Nebenbelichtung Licht benutzt, das von außen dem Auge zugesandt wurde. In den Fällen, wo z. B. eine colobomartige Pupille (s. o.) oder »Fenster«, denen Nebensehzellen gegenüberliegen (Heteropoden), die Vermutung nahe legten, dass es sich hier um Einrichtungen zur Vergrößerung des Sehfeldes handelt, war es nicht einmal völlig auszuschließen, dass die Nebenbelichtung nur eine unbeabsichtigte Folge einer anderen Einrichtung, kein Selbstzweck sei.

In den Fällen aber, die wir jetzt besprechen wollen, kann gar kein Zweifel sein, dass ganz besondere Einrichtungen getroffen sind, deren Wirkung nur darin besteht, dass Nebenlicht ins Auge gelangt; welche Funktion dieses Licht hat, die Frage wird durch diese Feststellung noch gar nicht tangiert.

BRAUER fand an den Augen sehr vieler Tiefseefische Leuchtorgane, die am Rande der Cornea gelegen und nach allen Seiten durch Pigment abgeblendet sind mit Ausnahme einer einzigen Richtung, nämlich der, die gegen das Auge in die vordere Kammer hineingeht.

Diese Leuchtorgane sind durchaus keine Seltenheit bei Tiefseefischen, BRAUER fand sie bei allen untersuchten Arten, die überhaupt (am Rumpf) Leuchtorgane besitzen, mit einziger Ausnahme der Myctophiden. Die Lage dieser orbitalen Leuchtorgane wechselt: bei Argyropelecus und



Längsschnitt durch das Auge von Pterotrachea coronata, schematisch nach Hesse.
Vergr. 45 fach.

l Linse, *ncz* Costalzellen, *nsz* Nebensehzellen, nz_1 unipolare Nervenzelle, *1—6* Plättchensätze der Retina. Die Linien *uv*, *rs* und *xy* geben die Lage derjenigen durch die Fenster einfallenden Lichtstrahlen an, die der Retina am nächsten kommen. × Stelle des schmalen hinteren Fensters auf der Dorsalseite. *D* dorsal, *V* ventral.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Polyipnus liegen sie am nasalen Augenrande, bei Sternoptyx am temporalen, bei den übrigen Formen am ventralen Rande an sehr verschiedenen Stellen (Brauer). Bei Argyropelecus, Sternoptyx, Polyipnus, Cyclothone, Gonostoma und Dactylostomias ist nur je ein Leuchtorgan vorhanden, bei Idiacanthus und Triplophos kommen Doppelleuchtorgane vor, von denen aber nur das eine gegen das Auge gerichtet ist. Chauliodus und Stomias zeigen insofern eine besonders hohe Entwicklung, als außer dem Doppelleuchtorgan noch zwei, bezw. bei Stomias vier kleinere Leuchtorgane vorhanden sind, die zu einer Gruppe vereinigt liegen und ihr Licht ins Auge entsenden. Aus der Anordnung solcher Leuchtorgane geht deutlich hervor, dass noch eine besondere Pigmentschicht, die lateral in der Haut liegt, den Austritt des Lichtes in dieser Richtung hindert, so dass es nur gegen das Auge hinaustreten kann.

§ 106. Recht heterogene Dinge sind es, die hier unter dem gemeinsamen Gesichtspunkt zusammengefasst sind, dass sie alle eine Nebenbelichtung bewirken, die diffus, durch zerstreutes Licht das ganze Sehepithel, ja das ganze Innere der Augen mit mattem Lichte erhellt, und es ist die Forderung nach einer theoretischen Deutung dieser Zustände unabweisbar.

An eine theoretische Erklärung für die Wirkungsweise der besprochenen Einrichtungen muss in erster Linie die Anforderung gestellt werden, dass sie alle die erwähnten Zustände als Ausdruck eines gemeinsamen Prinzips darzustellen im stande ist, denn die Verknüpfung aller im Vorstehenden besprochenen Einrichtungen ist keine willkürliche, enthält nicht bereits eine Theorie, sondern beruht auf der einfachen thatsächlichen Feststellung des Zustandes diffuser Nebenbelichtung der Sehepithelien, die eine notwendige Folge der beobachteten Einrichtungen ist. Es kann daher zu keinem befriedigenden Resultat führen, wenn man versucht, die Bedeutung irgend einer der besprochenen Einrichtungen, der Tapeta lucida, der aphakischen Räume und »Fenster«, der über den Äquator hinaus den Lichtstrahlen zugänglichen Linsen oder der Leuchtorgane, die ihr Licht ins Innere der Augen hineinwerfen, isoliert, ohne Rücksicht auf die übrigen Strukturen zu deuten. Wohl kann dadurch das Verständnis der Funktion einer einzelnen Einrichtung gefördert, z. B. die Bedeutung aphakischer Räume oder Fenster für die Vergrößerung des Blickfeldes erkannt werden, aber das vorliegende Problem: welche Bedeutung hat eine schwache diffuse Nebenbelichtung für das Sehen bei geringer Lichtintensität?, wird dadurch nicht gelöst.

Was die Beantwortung dieser Frage so besonders schwierig macht, ist der Umstand, dass es sich um eine Entscheidung über die Intensität und eventuell auch Qualität der Sinneseindrücke von Tieren handelt, also

von Größen, die einer messenden Beobachtung nicht zugänglich sind. Wir können nur die biologische Beobachtungsthatsache feststellen, dass unter den Tieren, die bei schwacher Beleuchtung, bei so schwacher, dass sie oft für unser Auge völlige Dunkelheit bedeutet, zu sehen vermögen, sich die Besitzer der Nebenbelichtungseinrichtungen befinden. Wir können aber weder behaupten, dass nur Tiere mit guter Nebenbelichtung bei schwacher Beleuchtung sehen könnten, noch dass alle Tiere die Nebenbelichtungseinrichtungen besitzen, in schwach erleuchteten Lebensbezirken vorkommen.

Was den ersten Punkt anlangt, so wäre es denkbar, dass ein nächtliches Tier sich im Besitze einer vollkommenen Lichtdichtung befände, und dass die ganze Adaptation des Sehorgans an verschiedene Beleuchtungsintensitäten lediglich durch die Veränderung der Erregbarkeit der rezipierenden Elemente zu stande käme, ein Vorgang, dessen Verfolgung der physiologischen Anatomie verschlossen ist. Bekannt ist ein derartiger Fall nicht.

Andererseits kann eine Nebenbelichtung schon bei einer Lichtintensität von ökologischem Werte sein, die für unser Auge noch so hoch liegt, dass Nebenbelichtung bei ihr uns erheblich im Sehen stören würde. Je höher die Reizschwelle der Endelemente ist, desto größer wird auch die Lichtintensität sein, bei der eine blendende Wirkung der Nebenbelichtung aufhört, desto höher die Reizintensität, bei der ihre begünstigende Wirkung beginnt.

Woher aber wissen wir, dass thatsächlich eine Beförderung des Sehens durch die Nebenbelichtung bei schwacher Lichtintensität zu stande kommt? Es könnte ja sein, dass nur der Nachteil einer Nebenbelichtung geringer würde, unmessbar gering, wie wir aus Hummelsheim's Versuchen ersehen können, ohne doch je zu einem Vorteil zu werden.

Die biologische Beobachtung, dass Tiere mit Tapetum lucidum oder anderen derartigen Einrichtungen im Dunkeln besser sehen, wie z. B. der Mensch, kann uns hier nicht vorwärts helfen, denn wir wollen wissen, ob die Tiere bei schwacher Beleuchtung mit oder ohne Nebenbelichtung besser sehen würden.

Hier giebt es nur einen methodologisch gerechtfertigten Weg; den Analogieschluss aus den Beobachtungen am Menschen.

In den Albinos sehen wir Fälle realisiert, in denen dauernd keine Abblendung besteht, dauernd eine starke Nebenbelichtung herrscht, und hier können wir den Vergleich mit dem normal pigmentierten Menschenauge durchführen. Bei Tageslicht ist das Albinoauge dem normalen weit unterlegen. Ohne die Möglichkeit, die Überfülle des Lichtes abzufangen, die durch Iris, Sklera, Chorioidea zur Retina gelangt, sind diese Augen lichtscheu und der Visus ist außerordentlich schlecht. Sinkt aber die Dämmerung herab, dann kommt die Zeit, wo das Albinoauge es mit dem normalen

Auge aufnehmen kann, ja wo im schwachen Schein der Nacht das albinotische Auge besser daran ist als das pigmentierte. Hier sehen wir direkt die begünstigende Wirkung der weitgehenden Nebenbelichtung bei geringer Lichtintensität.

Es liegt verführerisch nahe, als Gegenstück zu der Nyktalopie des albinotischen Auges an die Hemeralopie des übermäßig pigmentierten, noch zu gerade in der Netzhaut überpigmentierten Auges, bei Retinitis pigmentosa zu denken, aber dieser Prozess kann hier nicht zum Vergleich gebraucht werden, da es sich bei der Retinitis pigmentosa um eine primäre Degeneration des Sehepithels handelt, als deren sekundärer Ausdruck das Pigment auftritt.

Jedenfalls aber zeigt die Überlegenheit des albinotischen Auges bei schwachem Licht, dass von bestimmter Lichtintensität an, Nebenbelichtung sogar fördernd auf das Sehen einwirken kann.

Halten wir die vergleichenden Erfahrungen über die Verbreitung von Einrichtungen der Nebenbelichtung, die biologische Beobachtung über die Verbreitung dieser Einrichtungen bei Dunkeltieren und die Erfahrungen am Menschenauge über die Überlegenheit des pigmentarmen Auges bei schwacher Beleuchtung zusammen, so können wir nicht daran zweifeln, dass von einer bestimmten, je nach der specifischen (d. h. für die Tierart charakteristischen Reizschwelle verschiedenen, Lichtintensität an, die Nebenbelichtung mit schwachem diffusem Licht das Sehen befördert.

Die Theorie hat die Aufgabe, uns darüber aufzuklären, wie eine derartige Begünstigung zu stande kommt.

§ 107. Man kann, ohne Rücksicht auf die speciellen Bedingungen des Sehorgans sich auf Grund allgemein physiologischer Vorstellungen ein Bild davon machen, wie eine schwache Reizung der Sinneselemente steigernd auf deren Erregbarkeit einwirken kann. Eine derartige Erregbarkeitssteigerung hat durchaus nichts wunderbares. Ebenso wie die Erregbarkeit für die Wirkungen des konstanten Stromes, z. B. bei Paramaecium durch destilliertes Wasser erheblich gesteigert werden kann, wie Strychnin die Erregbarkeit der sensiblen Rückenmarkselemente enorm steigert, so kann man sich ohne weiteres denken, dass schwache Lichtreize die Erregbarkeit der Sehelemente steigern, ob aber eine derartige Steigerung hier in der That vorliegt, lässt sich nicht entscheiden. Auch wenn wir die speciellere Natur der Sehelemente als dem Nervensystem nahe stehend in Betracht ziehen, können wir in den Beobachtungen über Summation subminimaler Reize, die einerseits kortikal, andererseits im Verlauf der peripheren Nerven gesetzt wurden (Exner), und die die Bedeutung der »Bahnung« zeigen, einen Prozess erblicken, der uns die Art der Wirkung schwacher Neben-

belichtung verständlich macht. Die Nebenbelichtung würde den Lichtreizen, aus denen sich das »Bild« der Außenwelt aufbaut, den Weg bahnen. Das ist also allgemein physiologisch dasselbe, wie die Auffassung, dass die Nebenbelichtung die Erregbarkeit steigere.

Endlich aber liegt eine Fülle von Beobachtungen am Menschenauge vor, die wir für die Auffassung unseres Phänomens verwerten können, es sind Thatsachen aus der Lehre vom Kontrast, die wohl geeignet sind, bis zu einem gewissen Grade Licht auf die Bedeutung der Nebenbelichtung zu werfen.

Es kommt für uns nur der simultane Kontrast in Betracht, dieser aber in allen Formen, als Flächenkontrast, Umrisskontrast und wahrscheinlich auch Farbenkontrast.

Voraussetzung der folgenden Ausführungen ist, dass der Akt des Sehens in den verschiedenen Wirbeltierklassen prinzipiell gleichartig ist, was bei der großen qualitativen Gleichförmigkeit im Bau der Netzhäute keine zu gewagte Annahme sein dürfte.

Die fundamentale physiologische Thatsache in der Lehre vom Kontrast ist die, dass die physiologischen Zustände (Erregungszustände) der einzelnen Teile des Sehapparates sich gegenseitig in antagonistischer Weise beeinflussen (Hering). Der Erregungszustand eines Netzhautstückchen A (worunter auch die korrespondierenden Hirnteile verstanden werden sollen) ist stets mitbedingt durch den physiologischen Zustand der ganzen übrigen Netzhaut. Hierbei ist der Einfluss der nächst benachbarten Stellen des Bezirkes A am größten, die Intensität der Beeinflussung nimmt sehr rasch mit der Entfernung ab, aber trotzdem können auch die entfernteren Netzhautteile infolge ihrer größeren Ansdehnung und der dadurch bedingten Summation der Einzelwirkungen einen beträchtlichen Einfluss auf den jeweiligen Erregungszustand von A ausüben (Hering 125).

Wenn also die Netzhautstelle A von einem konstanten Reiz getroffen wird, so kann der Erfolg dieses Reizes, der Erregungszustand von A, doch sehr verschieden ausfallen, je nach dem Zustande der übrigen Netzhaut.

Jede Steigerung des, die übrige Netzhaut treffenden Lichtreizes ändert den Zustand der Netzhautstelle A derart, dass die entsprechende Empfindung dunkler oder minderhell wird; jede Verminderung der Reizung der übrigen Netzhaut ändert den Zustand von A in dem Sinne, dass die Empfindung heller wird (Hering).

Die Änderung der Intensität des Lichtreizes, der die übrige Netzhaut trifft, also die Änderung der Nebenbelichtung, braucht gar nicht einmal so groß zu sein, dass sie subjektiv als solche zum Bewusstsein kommt, und kann trotzdem schon eine merkliche Änderung in dem Erregungszustande von A induzieren. Man kann den Versuch derart anstellen, dass auf einer größeren weißen Fläche, die beliebig beleuchtet werden kann, ein kleines

Feld, das sog. »reagierende« Feld angebracht wird. Steigert man die objektive Helligkeit des Grundes um ein Geringes, so ist der einzig merkbare Erfolg nicht ein Hellerwerden des Grundes, sondern ein Dunklerwerden des reagierenden Feldes. Auch wenn die Helligkeitssteigerung des Grundes stark genug gemacht wird, um subjektiv wahrnehmbar zu sein, so ändert sich das Wesentliche an dem Phänomen nicht, das reagierende Feld wird dunkler, seine relativen Helligkeitsveränderungen werden noch größer (HERING 72).

Wenden wir diese Erfahrungen der menschlichen Sinnesphysiologie auf das vorliegende Problem an, so können wir uns eine ganz gute Vorstellung von dem Zustandekommen der günstigen Wirkung der Nebenbelichtung machen.

Denken wir an ein Pferd, das in der Dunkelheit Hindernisse zu nehmen hat, an Hirsch und Reh im nächtlichen Walde. Die Objekte, die gesehen werden müssen: Hindernisse, Feinde senden im allgemeinen weniger Licht aus, als die Atmosphäre, die auch in mondlosen bewölkten Nächten doch meist noch einen Schimmer von Licht enthält. Die Objekte werden also nicht hell im reflektierten Licht gesehen, wie am Tage, dazu ist die Intensität des reflektierten Lichtes zu gering, sondern als dunklere Gegenstände auf hellerem Grunde. Das ist ganz der Zustand, den wir im Experiment (s. o.) schufen. Was dort die weiße Fläche, macht in dem biologisch wichtigen Fall der helle Himmel, die [als solche vielleicht unmerkliche] Steigerung der Helligkeit des Grundes, auf dem dadurch die Silhouetten der Gegenstände schärfer, dunkler, hervortreten, wird aber in unserem Fall nicht wie im Experiment dadurch erreicht, dass das Licht des Landschaftshintergrundes gesteigert würde, sondern dadurch, dass die Netzhaut durch Nebenlicht erhellt wird. Der Erfolg muss ja ganz der gleiche sein, man muss sich nur von der immer noch nicht ganz vergessenen Idee trennen, dass die Richtung des Lichtes irgend eine Bedeutung für seine physiologisch-optische Wirkung hätte, die doch nur eine Funktion seiner Intensität und Qualität ist.

Diese Überlegungen gelten für alle Fälle, in denen die Gegenstände, die gesehen werden sollen, dunkler sind, als der Grund, auf dem sie sich darstellen, und das ist für die Dämmerungstiere wohl stets der Fall.

Ein paar Worte verdienen noch die Verhältnisse der Tiefsee. Hier strahlt alles Licht, das überhaupt vorhanden ist, von den Tiefseeorganismen selber aus. Fast alle Tiere, die hier vorkommen, haben Leuchtorgane. Trotzdem wird auch hier der oben charakterisierte Erfolg eintreten, dass die biologisch wichtigen Objekte als Schatten gegen helleren Grund erscheinen, denn den Hintergrund des ganzen Bildes stellen die Millionen festgewachsener Tiere, Korallen, Hydroidpolypen, Bryozoen u. s. w. dar, die alle leuchten, als die Laternen der Tiefsee.

Wie hier überhaupt alles Licht Organismenlicht ist, so wird auch zur Nebenbelichtung solches verwendet: die Leuchtorgane, die ins Augeninnere hineinleuchten. Ihre Wirkung ist nicht wunderbarer, als die eines leuchtenden (d. h. stark lichtreflektierenden) Augenhintergrundes, denn auch sie thun ja nur dasselbe, was auf so mancherlei Art erreicht werden kann: sie erleuchten den Augenhintergrund mit schwachem diffusem Licht. Vielleicht ist das Licht zum Teil gefärbt, wie es bei Leuchtorganen so oft der Fall ist, und dann würde die Wirkung nicht nur in der Erzeugung eines Flächenkontrastes bestehen, sondern auch als Farbenkontrast die Schatten in der Komplementärfarbe des Leuchtorganlichtes erscheinen lassen.

Die Auffassung der Einrichtungen zur Nebenbelichtung als Kontrastapparate hat so viel Wahrscheinlichkeit für sich, wie eine sinnesphysiologische Auffassung, die sich nicht hauptsächlich auf den Menschen bezieht, sie überhaupt erreichen kann; ein weiterer Beweis für oder gegen sie ist aus methodologischen Gründen zurzeit gar nicht möglich.

Die ausgeführten Auffassungsmöglichkeiten, sowohl die Deutung als Kontrasteinrichtungen, wie die Herausziehung der Analogien der Summation subminimaler Reize und Erregbarkeitssteigerung durch Nebenreize, hatten nur den Zweck zu zeigen, dass die Einrichtungen der Nebenbelichtung, die auf den ersten Blick sonderbar anmuten und mit einer grob physikalischen Auffassung der Funktion des Auges nicht gut vereinbar sind, sich völlig zwanglos unsern allgemein physiologischen Vorstellungen einfügen, ja sogar auf dem Specialgebiet der physiologischen Optik des Menschen vielerlei Analogien haben.

4. Die Akkommodationsapparate.

Allgemeines.

§ 108. Wenn wir das Auge lediglich vom physikalischen Standpunkte aus als eine photographische Camera betrachten, und wenn wir das Postulat stellen, diese Camera sollte stets auf den Bildpunkt des zu sehenden Gegenstandes eingestellt sein, so ergiebt sich ohne weiteres die generelle Notwendigkeit von Apparaten, die eine Veränderung der Einstellung, eine Akkommodation an die jeweiligen Bedingungen ermöglichen. Physiologisch stellt sich die Sache etwas anders.

Zunächst kann in keinem Auge, nicht einmal in dem des Menschen, — das trotz aller Lamentationen über die Minderwertigkeit menschlicher Sinnesorgane gegenüber denen der Tiere doch das bei weitem vollkommenste ist, das die Natur je hervorgebracht hat — von einem Bildpunkt die Rede sein.

Infolge der sphärischen Aberration wird ein Bündel von Lichtstrahlen, von denen die mittleren senkrecht auf die brechenden Medien treffen, die peripheren aber schief, niemals zu einem Punkte vereinigt. Es entsteht stets ein Lichtkreis. An Stelle des Brennpunktes haben wir den kleinsten Querschnitt des Lichtkegels, eine Stelle, in der das Licht gleichmäßig stark über den ganzen Lichtkreis verbreitet ist.

Es könnte sich also nur um das Postulat einer Einstellung auf die Fläche der kleinsten Querschnitte handeln.

Aber auch diese Forderung werden wir nur bedingt stellen können. Ob ein Bild auf der Netzhaut ideal scharf ist, darauf kommt es nicht an, es muss nur so scharf sein, dass die einzelnen Bildpunkte kleiner sind, als die Empfindungskreise des Sehepithels, d. h. als diejenigen Bezirke, die zu einer Ganglienzelle des Ganglion nervi optici abgeleitet werden.

Ja wir werden sogar noch eine Einschränkung machen müssen: Es braucht nicht notwendig auf den Ort der kleinsten Querschnitte eingestellt zu werden, sondern die Einstellung könnte auch auf eine, dem Gange der Lichtstrahlen nach, hinter diesem Ort gelegene Stelle erfolgen. Hier herrscht nun im Zerstreuungskreise, der ja wesentlich den kleinsten Querschnitt an Fläche übertrifft, eine derartige Lichtverteilung, dass das Centrum bei weitem am stärksten, die Peripherie viel schwächer erleuchtet ist.

Bei derartiger Lichtverteilung kommt es aber zu simultanem Kontrast, durch den die schwachen peripheren Eindrücke ganz unterdrückt werden und dafür das Centrum desto stärker hervortritt.

In solchem Falle muss man zwischen Verteilung der Lichtwerte und der Empfindungswerte unterscheiden, und nur auf die letzteren kommt es biologisch an.

Wir können also das Postulat für die Leistung der Akkommodationsapparate so formulieren:

Es müssen Einrichtungen getroffen sein, die verhindern, dass die Empfindungsflächen der Zerstreuungskreise größer werden, als die Innervationsflächen des Sehepithels.

Diese Formulierung enthält zugleich die Bedingungen, unter denen keine Akkommodationsapparate nötig sind: Auf einen bestimmten Refraktionszustand ist das Auge eingestellt. Liegen nun die Verhältnisse derart, dass entweder innerhalb des Intervalls, in dem das betreffende Tier zu sehen hat, die Größe der Zerstreuungskreise nicht wesentlich zunimmt, jedenfalls nicht größer wird, wie eine Innervationsfläche der Retina, so ist Akkommodation überflüssig, ebenso wird sie überflüssig, wenn das Licht der peripheren Teile der Zerstreuungskreise so schwach ist, dass es die deutliche Rezeption des centralen Teils nicht stört.

Beide Fälle kommen in der That vor. Die Größe der Zerstreuungskreise auf der Netzhaut ändert sich bei Annäherung des abgebildeten Gegen-

standes aus unendlicher Entfernung gegen das Auge derart, dass eine Annäherung von ∞ bis auf 5 m z. B. im menschlichen Auge nur eine Verschiebung der Bildfläche um 60 μ nach hinten zur Folge hat, d. h. die Bilder bleiben immer noch in der Schicht der Außenglieder der Sehelemente, es ist also für dies Intervall eine Akkommodation überflüssig. Es giebt nun Tiere, bei denen wir sicher annehmen dürfen, dass ein Sehen unterhalb einer Distanz von ca. 5 m für sie keine biologische Bedeutung mehr hat, z. B. die großen Wale, bei denen das Auge schon oft mehr als diese Strecke hinter der Schnauzenspitze der Tiere liegt. Auch beim Elefanten dürfte die Grenze des, durch den Rüssel so bedeutend vergrößerten Tastraumes nicht viel weniger weit vom Auge abliegen, so dass auch hier die Bedeutung einer Akkommodation ganz zurücktreten wird. Hier spielt also die absolute Größe der Tiere eine bestimmende Rolle für die Ausbildung der Akkommodation. Auch bei Formen, die nicht die extremen Dimensionen von Elefant oder Wal erreichen, kann ein irgendwie genaueres Sehen auf kürzere Entfernung überflüssig sein, wenn diese Tiere ihr Futter nicht mit Hilfe des Auges unterscheiden, wozu ja ein Nahsehen nötig wäre, und wenn die Tiere rasch beweglich sind.

Das Auge ist ja, wie schon früher betont, das typische Organ der Regulation der Bewegung, je rascher diese ist, auf eine desto größere Entfernung müssen bereits Hindernisse signalisiert werden, damit sie genommen oder umgangen werden können.

Diese beiden Bedingungen treffen bei recht zahlreichen Tieren zu. Es ist ja bekannt, dass zum Erkennen und Unterscheiden der Nahrung die Tiere fast ausschließlich den Geruchssinn benutzen, die erste Bedingung also erfüllt ist, und so werden wir es begreiflich finden, dass beim Pferd, Rind, Hirsch, Reh, Gemse u. s. w. die Akkommodationseinrichtungen sehr gering entwickelt sind, vielleicht überhaupt keine nennenswerte Rolle spielen.

Es wäre nun aber verfehlt, wollte man annehmen, dass kleine Tiere, die sich absolut langsamer bewegen, eine ganz besonders starke Akkommodation haben müssten, denn wir haben bei den bisherigen Ausführungen vorausgesetzt, dass das Auge in der Akkommodationslosigkeit auf ∞ eingestellt ist. Ist ein Auge auf einen viel näher gelegenen Fernpunkt eingestellt, so kann natürlich die Akkommodation fehlen, ohne dass die besprochenen Größen- und Bewegungsverhältnisse bestehen.

Es kommt aber bei der Frage der Notwendigkeit einer Akkommodationseinrichtung nicht nur auf die absolute Größe der ganzen Tiere und ihre Geschwindigkeit an, sondern auch auf die absolute Größe der Augen.

Bei kleinen Augen ist die absolute Größe der Veränderung, die die Brennweite bei Annäherung oder Entfernung eines Objekts erfährt, viel geringer als bei großen Augen. Da nun die Größe der Sehelemente keineswegs proportional der Augengröße ist, da vielmehr die kleinen wohl

immer relativ und vielfach sogar absolut (z. B. Batrachier) größere Sehelemente haben, wie große Augen, so gehört für ein kleines Auge eine viel erheblichere Verschiebung des Gegenstandes dazu, um sein Bild, d. h. den Bezirk der kleinsten Querschnitte der Strahlenbündel, aus der Zone der rezipierenden Elemente herauszurücken, als für ein großes Auge. Wenn wir dies in Betracht ziehen, wird uns die geringe Ausbildung der Akkommodationseinrichtungen z. B. bei vielen Amphibien verständlich.

Als zweiten Fall, in dem Akkommodation überflüssig erscheint, hatten wir den hingestellt, dass das Licht in den peripheren Teilen eines Zerstreuungskreises so schwach ist, dass es physiologisch nicht mehr in Betracht kommt.

Eine gleichmäßige Verteilung der Lichtintensität über die ganze Fläche des Zerstreuungskreises besteht ja nur im kleinsten Querschnitt, hinter dieser Stelle ist das Centrum heller als die Peripherie. Ist nun die absolute Lichtintensität des Bildes sehr gering, so kann die Intensität des Lichtes im peripheren Teil so verschwindend gering sein, dass sie nicht mehr in Betracht kommt, und es kommt daher nur ein Bruchteil des Zerstreuungskreises wirklich zur Verwertung im Sehen. Bei diesen geringen Lichtintensitäten wird also das Intervall, innerhalb dessen gesehen werden kann, überhaupt gering sein, relativ gering wird dementsprechend auch die Änderung der Lage des Bildes in diesem Intervall sein, und es werden sich aus allen diesen Gründen bei Dämmerungs- oder Dunkeltieren Akkommodationseinrichtungen erübrigen.

Thatsächlich vermissen wir sie bei vielen Dunkeltieren. So fehlen sie den Geckonen, als Dunkeltieren unter den sonst mit guter Akkommodation versehenen Eidechsen.

Unter den Säugetieren haben die Wale, die als Wassertiere sich den Bedingungen der Dunkeltiere vielfach nähern, keine Akkommodationseinrichtungen. Da die Amphibien großenteils Dämmerungstiere sind, so kommt auch dies Moment neben dem vorher erwähnten in Betracht, um eine Akkommodation bei vielen Formen überflüssig erscheinen zu lassen.

Im einzelnen Falle ist es häufig schwer zu sagen, welcher Faktor bestimmend für die Ausbildung bezw. Nichtausbildung eines Akkommodationsapparates gewesen ist, z. B. bei mehreren Schlangenfamilien, denen er völlig fehlt, nämlich der Sandschlange (Eryx jaculus), Tigerschlange (Python molurus) und Sandviper (Vipera avicenna). Es wirken hier mehrere Faktoren zusammen: die Kleinheit der Augen, die besonders auffallend im Verhältnis zur Größe der Riesenschlangen ist, deren Augen nicht größer sind, als die einer Rattenschlange (Natter), die ca. 20mal weniger wiegt; die nächtliche Lebensweise dieser Tiere, die am Tage z. B. ruhig im Sande vergraben liegen (Sandschlangen und Vipern) und erst in der Dunkelheit munter werden.

Nur von einer gewissen unteren Grenze der Feinheit in der räumlichen Ausnutzung des Bildes durch dichtgedrängte Endelemente, deren eine nicht zu große Zahl gemeinsam zum Centralorgan abgeleitet wird, hat ein Akkommodationsapparat Sinn. Er kann fehlen und fehlt in allen Sehorganen, in denen überhaupt kein detailliertes Bild der Außenwelt entworfen wird, wo also auch eine Verzerrung des Bildes durch Bewegung des Organismus oder des gesehenen Gegenstandes nicht wesentlich in Betracht kommt. Unter diese Rubrik fällt die große Masse der primitiven Ocellen der Würmer, mancher Mollusken und Echinodermen u. s. w. Durchgängig fehlt ein Akkommodationsapparat beim facettierten Auge der Insekten, was aus der Art, wie in ihm die Bilder der Außenwelt entstehen (Beugungsbilder), und vor allem aus der Art, wie sie rezipiert werden (meist nur 7 Sehelemente in jedem Einzelauge), völlig verständlich ist.

Wie aus dieser Aufzählung von Fällen hervorgeht, in denen Akkommodationseinrichtungen fehlen, ist ihr Besitz immerhin schon etwas besonderes, er lässt uns ohne weiteres schließen, dass das betreffende Sehorgan eine sehr nennenswerte Organisationshöhe, dass die Feinheit der Innervation des Sehepithels einen erheblichen Grad erreicht hat.

Die Akkommodationsmöglichkeiten.

§ 109. Die Art und Weise, wie eine Einstellung der Sehorgane auf verschiedene Distanzen ermöglicht wird, ist in der Tierreihe sehr mannigfaltig. Fast alle Lösungen, die man sich überhaupt denken kann, sind auch thatsächlich realisiert.

Wir haben zwei große Gruppen von Möglichkeiten, durch die es erreicht werden kann, dass Gegenstände verschiedener Distanz in optimaler Weise auf den Sehepithelien abgebildet werden:

1. Kann die Distanz der brechenden Medien und des Sehepithels verändert werden, und
2. Kann die brechende Kraft der dioptrischen Apparate eine Änderung erfahren.

Was den ersten Modus anlangt, so kann die Entfernung der brechenden Medien vom Sehepithel entweder durch Veränderungen an letzterem, oder durch Verschiebung der dioptrischen Apparate erreicht werden. Eine nennenswerte Vor- und Rückwärtsbewegung eines Sehepithels ist noch nie mit Sicherheit beobachtet worden, obgleich es nicht unwahrscheinlich ist, dass auch dieser Modus verwirklicht ist. Die interessanten Bewegungen der rezipierenden Elemente von Copilia (Copepod) dürfen hier wohl kaum herangezogen werden, wenigstens ist nicht bekannt, dass sie außer der Bewegungskomponente in der Brennebene des dioptrischen Apparates auch eine solche in der Richtung der Augenachse besäße (Exner).

Mit mehr Wahrscheinlichkeit könnte man hierher die Bewegungen an den Augen der Spinnen rechnen, deren funktionelle Bedeutung aber doch zu wenig untersucht ist, als dass man daraufhin behaupten könnte, es handele sich hier um Einstellungsbewegungen des Sehepithels.

Bertkau, der besonders an den Hauptaugen von Micrommata die Muskulatur genauer untersucht hat, beschreibt, dass von den vier Muskeln, die hier an der Augenhülle inserieren, zwei fast genau in der Längsachse des Auges verlaufen, und von ihnen nimmt er, wohl nicht mit Unrecht an, dass sie geeignet wären, die Retina der Linse zu nähern und dadurch eine Akkommodation für die Ferne zu ermöglichen.

Sollte auch diese Annahme unberechtigt sein, ist doch die Lösung des Akkommodationsproblems, das ja nur darin liegt, Gegenstände verschiedener Entfernung optimal abzubilden, auch durch Lageverschiedenheiten der Sehepithelien vielfach erreicht. Es handelt sich dabei allerdings nicht um Akkommodationsapparate, d. h. Einrichtungen, die funktionell bestimmte Zustände herbeiführen könnten, sondern um feste Strukturen.

Fig. 147.

Schnitt durch ein seitliches Stirnauge von Vespa crabro. Nach Hesse. Vergr. 95fach.
nr Nebenretina; c Cuticula; hy Hypodermis; cl proximaler Teil der Cornealinse. C caudal; R rostral.

Bei einer ganzen Reihe von Tieren giebt es Sehepithelien, die in sehr verschiedener Distanz von den brechenden Medien liegen und daher dem Tier gestatten, einen Gegenstand optimal abzubilden, auch wenn sich seine Entfernung ändert.

Solche Nah- und Fern-Sehepithelien können in einem Auge vereinigt liegen. Z. B. in den Stirnaugen von Agrion und Aeschna (Libellen) liegen hintereinander zwei Sehepithelien (Hesse), auf denen sich also Gegenstände verschiedener Entfernung scharf abbilden, das vordere ist die Fernretina, das hintere die Nahretina.

Bei den Heteropoden liegen die rezipierenden Stiftchensäume der Hauptretinazellen nicht in einer der Linse konzentrischen Fläche, sondern ihre Ebene steht schräg auf der Augenachse, so dass Gegenstände gleicher Entfernung verschieden scharf auf den einzelnen Partien abgebildet werden müssen, während Körper, die ziemlich schräg gegen die Augenachse stehen, in allen Teilen gleich scharf abgebildet werden können, da die einzelnen Streifen der Retina auf verschiedene Distanzen eingestellt sind.

In etwas anderer Weise sind bei Helophilus die verschiedenen Teile des Sehepithels verschieden weit von der Linse entfernt. Im rostralen

Abschnitt liegen die rezipierenden Elemente dem dioptrischen Apparat so nahe, dass sie von nahen Gegenständen wohl kaum ein irgendwie deutliches Bild bekommen können, wohl aber von entfernten. Der kaudale Abschnitt des Auges ist so eingerichtet, dass die Sehzellen viel weiter von der Linse entfernt sind, so dass sich nahe Gegenstände auf ihnen abbilden können (R. Hesse), und ähnlich liegen die Verhältnisse in den seitlichen Stirnaugen von Vespa crabro, die Fig. 147 zeigt.

Viel verbreiteter scheint die völlige Trennung der Nah- und Fernretina in Nah- und Fernaugen zu sein, besonders bei den Arthropoden. Bei dem Mangel physiologischer Daten sind wir allerdings wesentlich auf Vermutungen angewiesen, die hier nicht weiter ausgebaut werden sollen.

Viel weiter verbreitet aber als die Lageveränderung der Sehepithelien sind Bewegungen des dioptrischen Apparates zum Zweck der Akkommodation.

Je nach der Einstellung des Auges muss es sich um eine Annäherung oder Entfernung der brechenden Medien gegen das Sehepithel handeln.

Liegt der Fernpunkt des Auges sehr weit, ∞, entfernt, so kann die Einstellung sich nur auf Annäherung der Gegenstände beziehen und muss also in einer Entfernung der brechenden Medien bestehen, während umgekehrt ein Auge, dessen Fernpunkt sehr nahe liegt, durch Annäherung der brechenden Medien an das Sehepithel eine Einstellung für größere Entfernung bewirken kann.

Bei den Wirbeltieren werden wir beide Modi durchgeführt finden, bei Wirbellosen ist nur der letztere Fall, die Ferneinstellung eines myopischen Auges bekannt.

Entsprechend der zunehmenden Bedeutung der Akkommodationseinrichtungen bei bedeutender absoluter Größe der Augen finden wir diesen einzigen, bisher experimentell bearbeiteten Fall von Akkommodation bei Wirbellosen bei Tieren, die die größten Augen nicht nur unter den Evertebraten, sondern im ganzen Tierreich überhaupt haben, bei den (Dibranchiaten) Cephalopoden.

Die Dimensionen ihrer Augen sind häufig ganz enorm, so hat bei einem Architheutis das Auge einen Durchmesser von 17 bis 22,5 cm, und bei einem Riesenkraken, dessen Arme 10 m lang waren, betrug der Augendurchmesser gar 37 cm (Th. Beer).

Das Cephalopodenauge ist im Zustande der Akkommodationsruhe im Wasser kurzsichtig, die Myopie beträgt 2 bis 10 D. In Luft sind die Tiere natürlich excessiv myopisch. Am herausgenommenen Bulbus ist durch elektrische Reizung eine Korrektur der Myopie zu erzielen. Die Breite dieser Akkommodation ist bedeutend genug, um die Augen emmetropisch zu machen, beträgt also 2 bis 10 D. Was den Mechanismus anlangt, so spielen Krümmungsänderungen der Linse keine Rolle, es erfolgt vielmehr eine

Annäherung der Linse an das Sehepithel, die durch einen Muskel bewirkt wird, der ringförmig im Corpus epitheliale verläuft (Th. Beer).

Beer's Untersuchungen sind von Heine (224a) nachgeprüft und insofern erweitert worden, als außer der Akkommodation durch Annäherung der Linse an den Augengrund auch im umgekehrten Sinne eine aktive Vorwärtsbewegung der Linse nachgewiesen werden konnte.

Das Cephalopodenauge hat also eine doppelsinnige Akkommodation und kann von einer mittleren Ruhelage aus sich durch Muskelkontraktionen sowohl auf größere wie auf geringere Entfernung einstellen.

Ist bei den Cephalopoden durch die bedeutende Größe ihrer Augen eine Akkommodation nötig, so haben wir noch eine Gruppe Wirbelloser, die, als Raubtiere lebend, ihre Augen zu erheblicher Vollkommenheit ausgebildet haben und bei denen wir aus ökologischen Gründen recht wohl eine Akkommodation erwarten könnten: die Alciopiden.

Hesse (126) hat hier in der That eine Einrichtung gefunden, die wir wohl ohne zu große Kühnheit als Akkommodationseinrichtung deuten dürfen.

Unter der einfachen Schicht Epithelzellen, die als »äußere Cornea« bezeichnet werden, liegt eine Schicht von Muskelfasern, die »innere Cornea«. Außerdem ziehen über den prääquatorialen Teil des Auges, den pigmentierten Teil der Augenwand, der zwischen Sehepithel und dioptrischem Apparat liegt, eine Anzahl parallel verlaufender Muskelfasern hin, die Hesse für funktionell zusammengehörig mit den Muskelfasern der »inneren Cornea« hält. Die Deutung Hesse's ist sehr plausibel: er glaubt, dass eine Kontraktion dieser Muskelsysteme derart wirken müsste, dass die Cornea abgeflacht und dadurch die Linse, die ihr innen direkt anliegt, nach hinten gedrückt würde, durch Abflachung des prääquatorialen Bulbussegmentes würde die Wirkung unterstützt werden. Die Abflachung der Cornea hat selbst natürlich für die im Wasser lebenden Alciopiden keine dioptrische Bedeutung, wesentlich würde nur die Annäherung der Linse an das Sehepithel sein, also eine Akkommodation für die Ferne, woraus wir schließen dürften, dass der Refraktionszustand dieser Augen in Akkommodationsruhe die Myopie wäre, wie es die höchst ausgebildeten Wasseraugen (bei Fischen und Cephalopoden) anscheinend alle sind. Allerdings lässt die geringe Größe der Alciopidenaugen den Wert der Akkommodation als einigermaßen zweifelhaft erscheinen.

Als zweite Hauptgruppe der Mittel zur Akkommodation hatten wir Veränderungen am lichtbrechenden Apparat hingestellt.

Diese Veränderungen könnten zweierlei Art sein: Der Brechungsindex der brechenden Medien könnte bei der Akkommodation eine Änderung erfahren, oder die Krümmungsradien können sich ändern.

Eine Akkommodation durch Veränderung des Brechungsindex ist nicht bekannt, liegt aber keineswegs außerhalb des Bereiches der Möglichkeit,

wenn wir daran denken, dass sich die Lichtbrechungsverhältnisse der lebendigen Substanz in verschiedenen funktionellen Zuständen recht erheblich ändern können, dass durch Mischungs- oder Entmischungsprozesse sehr wohl Veränderungen des Index eines lichtbrechenden Gewebes zu stande kommen können.

In erheblichem Umfange wird dagegen die Änderung der Krümmungsradien zur Akkommodation verwendet.

Wie wir im speciellen sehen werden, beruht die Akkommodation mancher Säugetiere und der Vögel zweifellos auf derartigen Änderungen.

Bei Wirbellosen ist nichts experimentelles über Vorkommen derartiger Akkommodation bekannt, aber es liegt wieder eine anatomische Beobachtung vor, die es möglich erscheinen lässt, dass auch niedere Tiere von dieser Akkommodationsmöglichkeit Gebrauch machen.

Der Mechanismus einer Krümmungsänderung wird sich verschieden gestalten, je nachdem die Oberflächen der Linsen, deren Krümmung geändert werden soll, im Zustande der Akkommodationsruhe gespannt oder entspannt sind.

Sind sie gespannt, so wird die Krümmungsänderung durch Entspannung bewirkt, wie bei Säugetieren und Vögeln, sind sie normalerweise entspannt, so muss für die Akkommodation eine Spannung hergestellt werden.

Diese letztere Möglichkeit scheint in dem, anatomisch erschlossenen Fall einer Akkommodation durch Krümmungsänderung der Linse bei Pecten jacobaeus vorzuliegen, die Hesse (165) beschreibt. Hier liegt der Linsenvorderfläche ein Netz von Muskelfasern auf, das sich nur bis zum Linsenrande erstreckt und hier anscheinend an der Augenkapsel verankert ist. Hesse stellt sich vor, dass durch Kontraktion dieses Netzes der Umfang der Linse verkleinert und dadurch die Hinterfläche stärker gewölbt werden sollte, wodurch eine Zunahme der Brechkraft, also eine Akkommodation für die Nähe zu stande käme, woraus zu schließen wäre, dass bei Pecten der Fernpunkt ziemlich weit vom Auge entfernt sein müsste, vielleicht Emmetropie bestünde.

Immerhin steht die Annahme dieser Akkommodation nicht auf sehr starken Füßen.

Damit wären die Möglichkeiten einer Einstellung auf verschieden entfernte Objekte erschöpft und wir können zur Darstellung der speciellen Gestaltungsverhältnisse übergehen, die die Akkommodationseinrichtungen bei den Wirbeltieren gewonnen haben.

Die Akkommodation der Wirbeltiere.

§ 110. So selten bei Wirbellosen Akkommodationseinrichtungen sind, oder vorsichtiger: so wenig wir über Akkommodationseinrichtungen bei Wirbellosen wissen, so verbreitet sind, nach unseren heutigen Kenntnissen,

bei Wirbeltieren die Apparate zur Einstellung des Auges auf verschiedene Distanzen. Fast keiner größeren systematischen Gruppe der Wirbeltiere fehlt die Akkommodation ganz.

Die primitiven Sehorgane der Cyclostomen entbehren sicher aller Einstellungsapparate.

In den übrigen Wirbeltierklassen aber stellen die Tiere ohne Akkommodation die Ausnahmen dar, die in ihrer biologischen Bedeutung schon früher gewürdigt wurden und auf die wir im einzelnen noch zurückkommen. Die ganze Mannigfaltigkeit der Akkommodationsmechanismen wird aus der folgenden Darstellung klar werden.

Die Akkommodation der Teleostier.

§ 111. Bei 68 Species aus 22 Familien, die Repräsentanten aller Ordnungen der Teleostier umfassen, hat Th. Beer (115) die akkommodative Linsenverschiebung direkt nachgewiesen, und zwar handelt es sich stets um eine Annäherung der Linse an die Netzhaut, also um eine Einstellung für die Ferne. Wie schon hiernach zu erwarten war, ist der Refraktionszustand des Teleostierauges bei Akkommodationsruhe die Myopie. Sie beträgt ca. —3 bis —12 D. im Wasser. In Luft sind die Fische extrem myopisch ca. 40—90 D., was ja aber ökologisch irrelevant ist.

Die Geschwindigkeit, mit der die Einstellung bei Reizung erfolgt, ist für die verschiedenen Formen sehr verschieden und steht in deutlicher Beziehung zur Lebensweise der Tiere.

Die schnellen Schwebefische und pelagischen Schwimmer haben eine rasche Akkommodation, die trägen Grundfische, die die Jagd aus dem »Ansitz« betreiben und nur wenig und träge herumschwimmen, haben eine viel langsamere Einstellung, so z. B. eine Anzahl Pleuronectiden, so Uranoscopus und die Scorpänen. Am langsamsten ist die Akkommodation bei Lophius piscatorius, bei dem es mitunter bis zu 4 Sekunden dauert, bis die Linse das Maximum ihrer Retraktion erreicht hat.

Andererseits haben die Labriden, Perciden, Spariden eine rasche Akkommodation, ebenso Trachinus und Capros. Bei Hippocampus und Blennius bewegt sich die Linse auf einen kurzen Reiz hin wie mit einem plötzlichen Ruck retinalwärts und wieder in die Anfangsstellung zurück (Th. Beer 115).

Bei der Akkommodation des Fischauges wandert das Netzhautbild. Nur Gegenstände, die in der Richtung liegen, in der die Linse retrahiert wird, werden stets auf derselben Netzhautstelle abgebildet, alle anderen Bilder verschieben sich um einen mehr oder minder großen Betrag.

Die Retraktionsrichtung der Linse geht nicht einfach in der Achse vor sich, sondern es erfolgt gleichzeitig eine temporale Verschiebung.

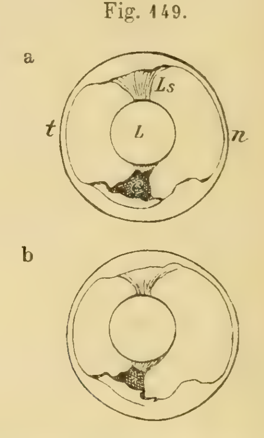
Dieser Weg der Linse wird verständlich durch den Mechanismus der Akkommodation, durch den Verlauf des Akkommodationsmuskels, des Musculus retractor lentis (TH. BEER) oder, wie man ihn früher nannte, der Campanula Halleri.

Der Akkommodationsmuskel tritt temporal und von hinten an die Linse heran, an deren Kapsel er mit einer feinen Sehne inseriert. Die Sehne

Fig. 148.

Schema der Einstellung des Fischauges auf Objekte verschiedener Entfernung und Richtung vermittels der Linsenretraktion. Nach TH. BEER.

Fig. 149.



Rechtes Auge von Labrus festivus. Nach TH. BEER.

a Im Ruhezustande.
b Während elektrischer Reizung.

n Nasalseite; *t* Temporalseite; *L* Linse; *Ls* Ligamentum suspensorium.

setzt sich im nasalen unteren Quadranten an die Linse an, nicht genau im unteren Teil des Linsenäquators, was z. B. bei Blennius und Scorpaena besonders deutlich ist (TH. BEER).

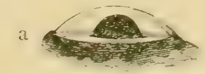
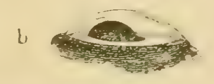
Aus diesem Verlauf ergiebt sich die Zugrichtung des Muskels. Man kann sie in vier Komponenten zerlegen: eine retinalwärts, eine temporalwärts, eine abwärts gerichtete und eine drehende Komponente, nur die Bewegung retinal- und temporalwärts wird thatsächlich ausgeführt (s. Fig. 148, 149 und 150), die beiden anderen Componenten werden durch die Wirkung des Aufhängeapparates der Linse, das Ligamentum suspensorium bei dessen eigenartigen Elasticitätsverhältnissen ganz oder doch großenteils aufgehoben (TH. BEER).

Seine Versorgung mit Gefäßen und Nerven erhält der Linsenmuskel durch den sogenannten Sichelfortsatz, Processus falciformis. Dieser Fortsatz, der der Chorioidea angehört, entspricht in seiner Lage der fötalen Augenspalte. Als niedrige Falte ragt er im unteren temporalen Teil des Bulbus in meridionaler Richtung verlaufend in den Glaskörper hinein. Im Glaskörper verläuft er bogenförmig, konzentrisch mit der Retina, und biegt erst vorn an der Linse quer zu ihr hinüber.

Die bindegewebige Platte, die die Grundlage der Chorioidea bildet, stellt auch das stützende Gewebe des Processus falciformis dar und umgiebt scheidenartig die Gebilde in seinem Innern: Arterie, Vene, Nerv.

Nicht bei allen Teleostiern ist dieser Akkommodationsapparat typisch ausgebildet, z. B. ist bei Gadus minutus die Campanula rudimentär und physiologisch ist keine Einstellung auf Reizung wahrzunehmen. Ebenso fehlt Akkommodation bei Fierasfer acus (Familie der Ophidiidae), der in

Fig. 150.

a  b 

Linkes Auge von Blennius sanguinolentus, von oben her gesehen. Nach Th. Beer. Vergr. ca. 3fach. a Im Ruhezustande. b In Akkommodation.

den Wasserlungen der Holothurien parasitiert, bei einigen Gadoidei, nämlich Motella tricirrata, dem Seewiesel, einem Aquariumsfisch, bei Merlucius vulgaris, dem Meerhecht, der in größeren Tiefen, bis zu 500 m, lebt, und bei dem schon erwähnten Gadus minutus, ferner bei Conger vulgaris (Meeraal), Muraena helena und Mugil cephalus. Bei den meisten dieser Fälle liegt die biologische Erklärung der Akkommodationslosigkeit auf der Hand.

Ein anderer Modus der Einstellung als durch Linsenretraktion ist bei Teleostiern nicht beobachtet.

Die Akkommodation der Selachier.

§ 112. Die physiologische Beobachtung hat bisher bei Selachiern keine akkommodative Veränderung des Refraktionszustandes erkennen lassen (Th. Beer), so dass sie jedenfalls für die untersuchten Formen höchstens von ganz minimalem Umfange sein könnte. Dementsprechend befindet sich auch der Akkommodationsapparat in einem Zustande sehr geringer Ausbildung. Das Ligamentum suspensorium stellt eigentlich nur eine Verdickung der Hyaloidea dar und ist seitlich nicht scharf begrenzt, es umfasst etwa das ganze obere Viertel der Linse (Franz 1905).

Der Ciliarmuskel hat im wesentlichen den Bau und die Anordnung des Musculus retractor lentis der Teleostier, doch ist seine Ausbildung sehr schwach. Er entspringt von den Seiten einer bindegewebigen Papille, die ventral genau in der Mittellinie im Corpus ciliare liegt. Ein Processus falciformis fehlt, die Gefäße für den Linsenmuskel, die dieses Gebilde bei den Teleostiern enthält, verlaufen bei Selachiern in der erwähnten bindegewebigen Papille. Da der Muskel sicher keine nennenswerte Leistung vollbringt, braucht auf die Einzelheiten seines Verlaufes nicht eingegangen zu werden (vgl. hierüber Franz 1905, S. 796ff.).

Bei allen anderen Wirbeltieren ist die Akkommodation an die Wirkung der Muskulatur des Corpus ciliare gebunden, die Art dieser Wirkung aber ist sehr verschiedenartig, entsprechend der sehr verschiedenen Ausbildung der Muskulatur.

Die Akkommodation der Amphibien.

§ 113. Die Amphibien sind zum Teil Landtiere, zum Teil Wassertiere, und zum Teil sind sie, wie ihr Name sagt, »beidlebig«.

Eine Ausgleichung der gewaltigen Unterschiede im Refraktionszustande, die durch den Wechsel zwischen Luft- und Wasserleben gegeben sind, stellt eine außerordentliche Anforderung an die Leistung des Akkommodationsapparates, die, wie wir bei den Reptilien sehen werden, nicht unlösbar ist. Bei den Amphibien hat sie aber keine Lösung gefunden. Wir kennen keine derartig ausgiebige Einstellung bei Amphibien, dass sie hinreichen würde, um die bezeichneten Refraktionsunterschiede auszugleichen.

Es ist eine ökologisch höchst interessante Thatsache, dass die Augen der Frösche, Kröten und Landmolche (Salamandra maculosa und atra) in Luft fast emmetropisch oder schwach myopisch sind, während die Wassersalamander (Triton cristatus und alpestris) in Wasser diesen selben Refraktionszustand zeigen, der hier ohne Beihilfe der Hornhautbrechung zu stande kommt.

Gehen die Frösche, Kröten oder Landmolche ins Wasser, so werden sie hochgradig hypermetropisch (ca. + 25 D. oder mehr), während die Wassersalamander umgekehrt hochgradig myopisch werden (mehr als — 10 D.), wenn sie ans Land gehen.

Eine Akkommodation ist durchaus nicht bei allen Amphibien zu beobachten. Sie fehlt den Raniden (Rana esculenta, R. temporaria und Rana mugiens), den Pelobatiden (Pelobates fuscus, Bombinator igneus) und Hyliden (Hyla arborea) unter den Anuren. Unter den Urodelen wurde sie vermisst bei Siredon pisciformis (Menobranchidae), Pleurodeles waltlii (Pleurodelidae) und Triton marmoratus (Th. Beer).

Bei der relativen Kleinheit der Amphibienaugen und der Dicke ihrer Netzhautelemente spielt die Akkommodation offenbar auch da, wo sie nachweisbar ist, keine bedeutende Rolle. Außerdem sind viele der akkommodationslosen Amphibien Dunkeltiere.

Wo Einstellung vorkommt, wird sie stets erreicht durch ein Vortreten der in ihrer Form unveränderten Linse.

Die Muskeln, durch deren Kontraktion diese Bewegung zu stande kommt, sind in zwei Systemen im Ciliarkörper angeordnet, die auch da nicht völlig fehlen, wo keine Akkommodation nachweisbar ist. Z. B. bei den Raniden finden sich im Corpus ciliare meridional verlaufende Fasern, die so spärlich an Dicke und Zahl sind, dass man ihnen, wie H. Virchow betont, wohl ebensowenig eine Bedeutung für die Akkommodation zuschreiben kann wie den Muskeln des äußeren Ohres beim Menschen.

Bei Kröten, Landmolchen und Wassersalamandern sind diese ciliaren Muskeln stärker entwickelt. Die Muskelfasern entspringen vom skleralen Rande der Hornhaut, zum Teil auch von den äußeren Faserzügen des Ligamentum pectinatum, ziehen nach hinten gegen die Chorioidea und sind oft bis eine beträchtliche Strecke hinter die Ora terminalis zu verfolgen, bis sie im tiefschwarzen Pigment verschwinden (Th. Beer 141).

Außer diesem meridional verlaufenden Muskel findet man der Iriswurzel aufgelagert häufig Muskelfasern, die im Meridionalschnitt quer oder schief getroffen sind und einem ringförmig angeordneten Muskelbündel angehören, wie wir es bei den Schlangen in starker Entwicklung antreffen werden (Th. Beer 141).

Aus der Anordnung der ciliaren Muskulatur ist der Akkommodationsmechanismus gut verständlich: wenn sie alle sich kontrahieren, müssen sie eine Drucksteigerung im Glaskörperraum bewirken, der die Linse, als der beweglichste Teil, nachgiebt und nach vorn rückt. Der durch den vorrückenden Linsenscheitel verdrängte Humor aqueus findet in der gleichzeitig vertieften Kammerbucht Raum zum Abfließen, denn die Muskeln ziehen die peripheren Partien des Ligamentum pectinatum zurück und peripherwärts (Th. Beer 141).

Die Vorbedingungen für eine derartige Akkommodation, Festigkeit des Bulbus, ist gegeben, indem die Sklera aus festem faserigen Bindegewebe und Knorpel besteht.

Die Akkommodation der Schlangen.

§ 114. Ganz derselbe Mechanismus der Akkommodation wie bei den Amphibien besteht auch bei der Mehrzahl der Schlangen, im Gegensatz zu dem Einstellungsmechanismus aller anderen Sauropsiden, die überhaupt akkommodieren.

Im Zustande der Akkommodationsruhe ist das Schlangenauge annähernd emmetropisch oder ganz leicht hypermetropisch. Die Akkommodationsbreite

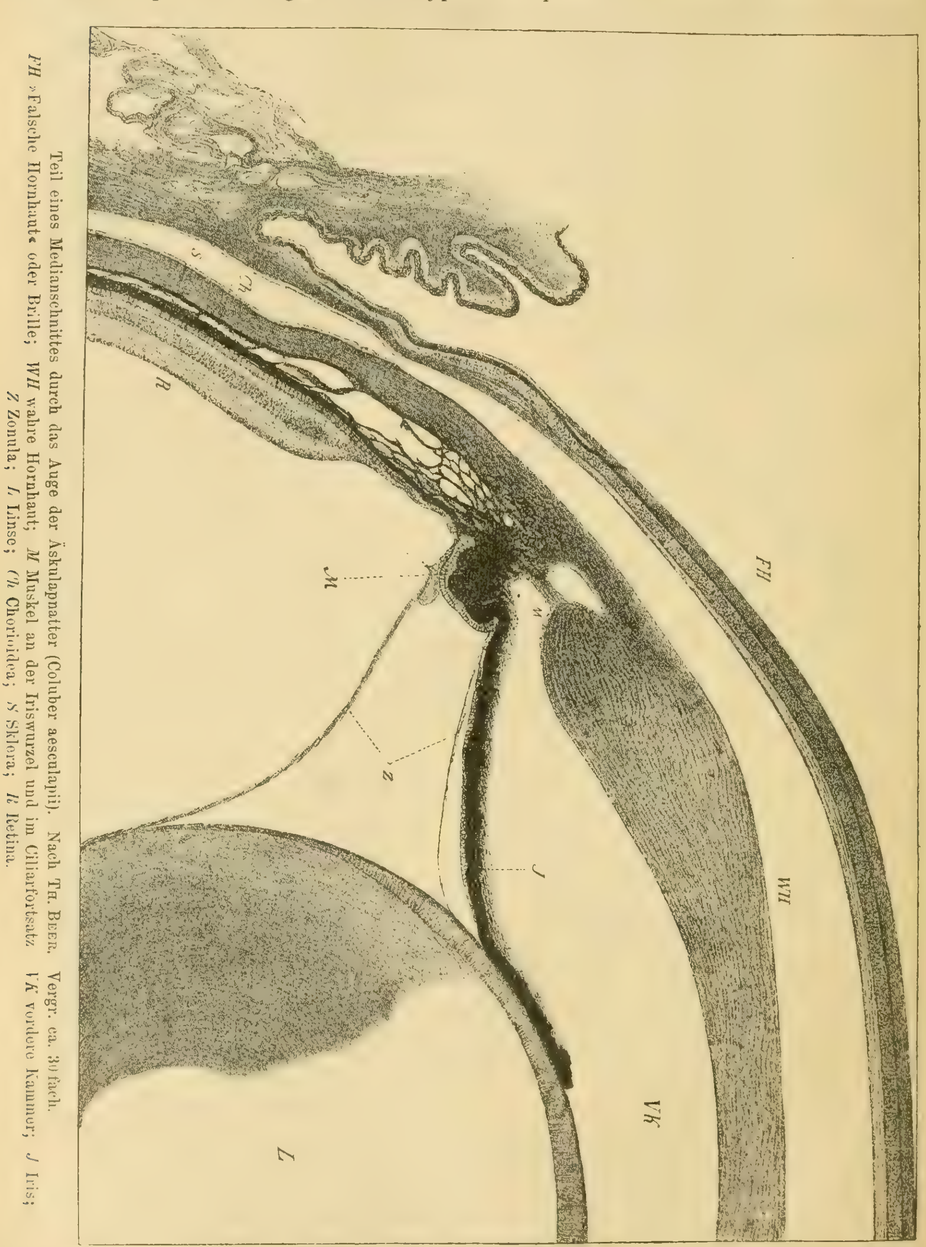


Fig. 151.

Teil eines Medianschnittes durch das Auge der Äskulapnatter (Coluber aesculapii). Nach Th. Beer. Vergr. ca. 30fach. *FH* »Falsche Hornhaut« oder Brille; *WH* wahre Hornhaut; *M* Muskel an der Iriswurzel und im Ciliarfortsatz *VK* vordere Kammer; *J* Iris; *Z* Zonula; *L* Linse; *Ch* Chorioidea; *S* Sklera; *R* Retina.

ist sehr beträchtlich, 7 bis 15 D., bei der Würfelnatter sogar 17 D., so dass viele Schlangen von unendlicher Entfernung bis auf einen, nur ca. 10 cm oder

noch weniger vom Auge abstehenden Punkt ihr Auge einstellen können (Th. Beer 140). Auffallend gering ist die Akkommodationsbreite bei den ausschließlich auf dem Lande lebenden Wüstenschlangen, Baumschlangen und Trugnattern, auffallend groß dagegen bei den eigentlichen Nattern (Colubrinae), von denen viele amphibisch leben.

Durch Wegfall der Hornhautbrechung werden sie ja, sobald sie ins Wasser kommen, außerordentlich stark hypermetropisch, und hier reicht die Akkommodation aus, um den starken Ausfall der brechenden Kraft der Cornea durch vermehrte Linsenbrechung zu kompensieren, eine Einrichtung, die, wie erwähnt, den Amphibien fehlt. Die gewaltige Anforderung an die Leistung der Akkommodation bei diesen amphibischen Nattern hat zur Entwicklung von Einrichtungen geführt, die ganz von denen der anderen Schlangen abweichen. Bei der Würfelnatter, Tropidonotus tesselatus, einer richtigen Wasserschlange, die ausgezeichnet taucht und schwimmt, wird die Akkommodation nicht nur durch Vorrücken der Linse bewirkt, sondern es findet auch noch eine Zunahme der Linsenkrümmung, und zwar der Krümmung der Linsen-Vorderfläche statt, was dadurch möglich ist, dass die Linse der Würfelnatter viel flacher ist als die der übrigen Schlangen, die ja nur wenig von der Kugelform abweichen.

Durch Zusammenwirken dieser beiden Faktoren wird dann der gewaltige Umfang der Akkommodation von 17 D. erreicht.

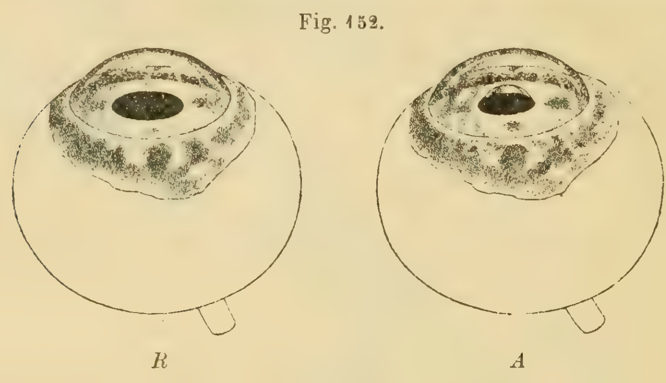
Die Akkommodationsmuskulatur besteht bei den Schlangen in einem starken cirkulären Muskel, der in der Iriswurzel im Niveau des Linsenäquators liegt (s. Fig. 151). Bei seiner Kontraktion kann man am Corneoskleralrande eine leichte Einziehung beobachten. Durch Steigerung des Druckes im Glaskörperraum schiebt er die Linse nach vorn. Wie aus dieser Art der Akkommodation hervorgeht, wird sie sogleich aufgehoben, wenn der Bulbus eröffnet wird, so dass keine Drucksteigerung mehr zu stande kommen kann. Dass einigen Gruppen von Schlangen die Akkommodation fehlt, wurde schon oben bemerkt.

Dieser Auffassung Beer's, wonach bei Amphibien und Schlangen der intraokulare Druck eine wesentliche Bedeutung für das normale Spiel der Akkommodation haben soll, ist Heine (224a) entgegengetreten, besonders durch den Nachweis, dass es bei Coronella austriaca und Tropidonotus natrix möglich ist, die Akkommodation zu erhalten, wenn der Bulbus mit dem v. Graefe'schen Schmalmesser angestochen ist, und dass bei der Akkommodation unter diesen Bedingungen kein Glaskörper aus der Stichwunde hervorgepresst wird. Heine glaubt, dass durch den Zug der Zonula in der Akkommodationsruhe die Linse in die vordere Glaskörperdelle hineingepresst sei und bei der Akkommodation durch Nachlassen der Zonulaspannung die Linse durch den sich ausdehnenden Glaskörper vorgeschoben würde. Eine Entscheidung über die einzelnen Streitpunkte in der Akkommodation der Amphibien und Schlangen steht noch aus.

Die Akkommodation der Sauropsiden.

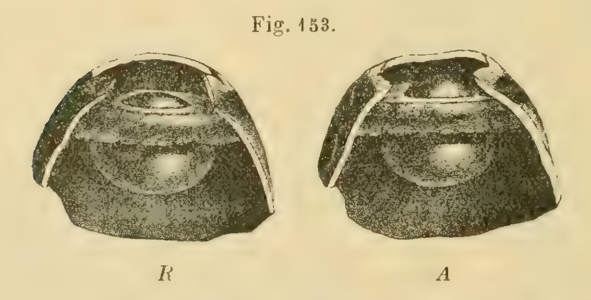
§ 115. Unter den Sauropsiden herrscht, mit Ausnahme der Ophidier, eine außerordentliche Einförmigkeit in der Ausgestaltung des Mechanismus, durch den die Einstellung auf verschiedene Entfernung bewirkt wird. Bei ihnen allen, bei Sauriern, Loricaten und Cheloniern, sowie allen Vögeln erfolgt die Akkommodation, wenn eine solche überhaupt ausgebildet ist, der Hauptsache nach durch eine Krümmungsänderung der Linse und zwar stets durch eine Krümmungszunahme, die vorwiegend die Vorderfläche der Linse betrifft. Auf den Mechanismus werden wir unten noch eingehen.

Fig. 152.



Auge der Teichschildkröte (Emys lutaria). Nach Th. Beer. Vergr. ca. 7fach.
R Ruhe. *A* Akkommodation.

Fig. 153.



Auge der Teichschildkröte nach Entfernung eines Segmentes im Bereiche des Orbiculus ciliaris.
Nach Th. Beer. Vergr. ca. 5fach.
R Ruhe. *A* Akkommodation.

Die Leistung dieser Akkommodation ist recht erheblich. Die Einstellung aller Sauropsidenaugen ist in der Akkommodationsruhe emmetropisch, die Akkommodation hat im allgemeinen einen Umfang von 12—14 D., so dass von unendlicher Entfernung bis auf einen Nahepunkt, der nur wenige Centimeter vom Auge abliegt, eingestellt werden kann.

Im einzelnen zeigt der Umfang der akkommodativen Fähigkeiten mancherlei Verschiedenheit. So haben Landschildkröten, die nie ins Wasser gehen, und Seeschildkröten, die nur selten ans Land kommen, eine geringe Akkommodationsbreite. Die Seeschildkröte ist für Wasser annähernd emmetropisch, in Luft ca. —15 D. myopisch, gar nicht zu reden von dem Astigmatismus der häufig trüben Hornhaut.

Andererseits hat die Teichschildkröte, die typisch amphibisch lebt, eine sehr beträchtliche Akkommodationsbreite, deren Notwendigkeit unter derartigen Bedingungen ja schon bei der Würfelnatter auseinandergesetzt wurde (s. Fig. 152 und 153).

Unter den Sauriern hat auffälligerweise das in bezug auf sein Auge sonst sehr vollkommen ausgestattete Chamäleon nur eine geringe Akkommodationsbreite, während die Blindschleiche und andere Wühlechsen mit ihren kleinen Augen ganz vortrefflich akkommodieren, eine Höhe der Leistung, die nicht ohne weiteres biologisch verständlich ist (Th. Beer).

In bezug auf die Krokodile liegen etwas abweichende Angaben vor. Während Th. Beer (1898) ihnen eine höchst geringe Akkommodation zuspricht, beobachtete Abelsdorff (139) bei Alligator lucius (Tiere von 25 bis 45 cm Länge) und Crocodilus cataphractus (63 cm lang) in Wasser eine Hypermetropie von +7 bis 8 D. (beim Krokodil +5 D.), die durch die Akkommodation vollständig ausgeglichen werden konnte, ja es konnte sogar Myopie vorgetäuscht werden. Es ist eine solche beträchtliche Akkommodation um so auffallender, als die Krokodile typische Nachttiere sind, und die Gewässer, in denen sie zu sehen haben, häufig trüb und unsichtig sind.

Wir finden eben auch bei den Akkommodationsapparaten eine Erscheinung, die vielfach zu beobachten ist: Es werden Apparate ausgebildet, ohne dass man ihnen immer eine hohe biologische Bedeutung beimessen müsste, die sie unter bestimmten Konstellationen erhalten können. Nur das Fehlen der Akkommodation können wir stets mit genügenden biologischen Momenten »erklären«.

Bei den Vögeln ist der Refraktionszustand im Zustand der Akkommodationsruhe eine leichte Hypermetropie, d. h. die Vögel müssen schon, um auf parallele Strahlen einzustellen, oder biologisch ausgedrückt: um Gegenstände zu sehen, die mehr als 5 m vom Auge abstehen, eine Akkommodationsanstrengung machen. Für die Feinheit der Einstellung könnte hierin vielleicht ein Vorteil liegen, da ein Muskel feinerer koordinatorischer Leistungen fähig ist, wenn er nicht vom absoluten Erschlaffungszustand aus sich kontrahiert, sondern schon mäßig angespannt ist (Th. Beer). »Für die rasche und sichere Schätzung der Entfernungen bedarf es bei der schnellen Bewegung vieler Tiere sehr feiner Abänderungen der Einstellung, und solche vermag der Akkommodationsmuskel vielleicht eher zu leisten, wenn er sich

bereits beim Sehen auf große Entfernung in mäßig kontrahiertem Zustande befindet« (Th. Beer).

Der Mechanismus der Sauropsidenakkommodation ist derselbe, wie er vom Menschen bekannt ist. Durch die Art der Aufhängung des Ciliarkörpers vermittels des Ligamentum pectinatum und der Linse in der Zonula ciliaris wird durch die Elasticität der Aufhängebänder auf die Linse ein Zug ausgeübt, so dass sie sich dauernd im Zustande der Spannung befindet, dass ihre Krümmung geringer, ihr Äquatorialdurchmesser größer ist, als es bei Entspannung des Aufhängeapparates der Fall sein würde. Das lässt sich bei allen Sauropsiden dadurch nachweisen, dass nach Zerreißung des Ligamentum pectinatum die Linsenkrümmung zunimmt, das Auge in den Zustand stärkerer Akkommodation gerät.

Die Aufhängung der Sauropsidenlinse scheint zwar jener der Säugetierlinse anatomisch sehr ähnlich zu sein, doch besteht ein Unterschied, der für die Akkommodation gerade sehr wichtig ist.

Bei Säugetieren spielt der intraokulare Druck eine wichtige Rolle bei der Erhaltung der Linse in ihrer normalen Lage; eröffnet man den Bulbus, so geht die Linse fast vollständig in ihre elastische Ruhelage, d. h. in den Zustand starker Akkommodation über. Bei Reptilien und Vögeln hat die Eröffnung des Auges nicht einen so erheblichen Einfluss, wohl nähert sich, wenn die centralen Hornhautpartien abgetragen, wenn der Bulbus halbiert wird, auch hier die Linse ein wenig ihrer Ruhelage, aber im wesentlichen bleibt die Spannung bestehen, da die Linse im Knochenring der Sklera durch das gespannte Ligamentum pectinatum so aufgehängt ist, dass erst nach dessen Entfernung die elastische Ruhelage erreicht werden kann.

Auch die Art und Weise, auf die die Entspannung der Linse physiologisch bewirkt wird, ist sehr gleichförmig bei Reptilien und Vögeln, stets finden wir dieselben Muskeln, die überall dieselbe Wirkung ausüben.

Im ausgebildetsten Falle, wie wir ihn bei den Vögeln beobachten, lassen sich an der ciliaren Muskulatur drei Portionen unterscheiden, der Musculus tensor corneae (M. Cramptonianus), Musculus tensor chorioideae anterior (Müller'sche Portion) und Musculus tensor chorioideae posterior (s. externus, Brücke'scher Muskel).

Des Crampton'sche Muskel verläuft von dem Rande der hinteren Hornhautlamelle zur Sklera, die Fasern ziehen schräg nach hinten und außen. Der Tensor chorioideae anterior entspringt ebenso wie der Crampton'sche Muskel am Rande der hinteren Hornhautlamelle und verläuft direkt nach hinten, wo er an der Chorioidea inseriert. Der Tensor chorioideae posterior (seu externus) entspringt von der Sklera, eine Strecke hinter der Insertion des Crampton'schen Muskels, und zieht schräg nach hinten und innen zur Chorioidea.

Die Entwicklung der einzelnen Portionen ist bei den verschiedenen Sauropsidengattungen recht verschieden, so ist z. B. bei den Raubvögeln der Brücke'sche Muskel stärker entwickelt als der Müller'sche, während sonst das Verhältnis umgekehrt ist.

Während in früherer Zeit mancherlei unrichtige Vorstellungen über die Art der Wirkung dieser Muskeln bestanden, deren Entwicklung Th. Beer (107) dargestellt hat, deutete zuerst Exner auf Grund der anatomischen Verhältnisse die Funktion der einzelnen Portionen richtig. Experimentell belegt und gestützt wurden Exner's Anschauungen durch Th. Beer (107).

Danach haben wir uns die Akkommodation des Sauropsidenauges folgendermaßen vorzustellen: Die Hauptrolle spielt die Entspannung der Aufhängebänder der Linse. Sie wird dadurch ermöglicht, dass alle drei Muskeln bei ihrer Kontraktion den Abstand des Randes der hinteren Hornhautlamelle und der Chorioidea verringern. Der Crampton'sche Muskel verschiebt die innere Hornhautlamelle nach rückwärts, der Brücke'sche zieht die Chorioidea nach vorwärts, und der Müller'sche Muskel strebt bei seiner Kontraktion die beiden Punkte, zwischen denen er ausgespannt ist, die hintere Hornhautlamelle und die Chorioidea einander anzunähern.

So wirken sie alle in demselben Sinne, die Aufhängebänder werden entspannt, und die Vorderfläche der Linse wölbt sich vor.

Der Musculus Cramptonianus wirkt noch in anderer Weise als Akkommodationsmuskel, wenigstens bei einer Reihe von Formen (Eulen und andere Raubvögel). Bei seiner Kontraktion flacht er die Hornhaut, durch Zug an der hinteren Lamelle, in ihren peripheren Teilen ab, im Centrum dagegen, der Partie, die für das Sehen in Betracht kommt, bewirkt seine Kontraktion eine Zunahme der Krümmung, also eine Veränderung, die im selben Sinne wirkt wie die Krümmungszunahme der Linse, als Akkommodation für die Nähe.

Quantitativ tritt die Bedeutung dieser Krümmungsänderung, die bei vielen Formen ganz fehlt, vollständig zurück gegenüber dem Anteil der Linse.

Die Akkommodation der Säugetiere.

§ 116. Die experimentellen Erfahrungen über Akkommodation erstrecken sich nur auf wenige Ordnungen dieser formenreichen Klasse, nur Primaten, Carnivoren und Rodentia sind in einzelnen Vertretern untersucht. Bei ihnen allen kommt die Akkommodation in gleicher Weise zu stande und zwar nach demselben Prinzip wie bei den Vögeln.

Auch bei den untersuchten Säugetieren ist die Linse im Zustande der Akkommodationsruhe gespannt durch ihre Aufhängebänder.

Es kommen hier wesentlich die Fasern der Zonula ciliaris in Betracht.

Der intraokulare Druck spielt bei diesen Formen keine Rolle beim Akkommodationsakt, wie subtile Untersuchungen ergeben haben (Hess und Heine), die stets Druckkonstanz während der Akkommodation feststellten.

Die Akkommodationsmuskulatur besteht aus zwei Systemen von Fasern, deren eines meridional, das andere cirkulär im Ciliarkörper verläuft.

Bei den auf ihre Akkommodation hin untersuchten Säugetieren überwiegt das cirkuläre System, der eigentliche Musculus ciliaris. Seine Kontraktion muss den Ring des Ciliarkörpers, in dem die Linse hängt, verkleinern und so zu einer Entspannung der Linse führen, deren Vorderfläche sich hierauf vorwölbt. Die andere, viel schwächer ausgebildete Portion scheint keinen direkten Anteil an dieser Form der Akkommodation zu nehmen (s. u.).

Liegen nun auch keine experimentellen Erfahrungen über einen anderen als den beschriebenen Akkommodationsmechanismus bei Säugetieren vor, so geht doch aus einigen Beobachtungen mit großer Wahrscheinlichkeit, ja in einem Falle mit Sicherheit hervor, dass noch ein anderer Modus realisiert sein muss.

Wir finden nämlich bei vielen Säugetieren eine ganz überwiegende Entwicklung des meridionalen Muskels gegenüber dem cirkulären, der so schwach sein kann, dass man keinerlei nennenswerte Leistungen von ihm erwarten darf. Dies allein würde aber nicht zur Annahme eines anderen Akkommodationsmechanismus ausreichen, wohl aber die Thatsache, dass es Säugetiere mit völlig kugligen Linsen giebt, bei denen also eine Akkommodation durch Krümmungszunahme der Linse ausgeschlossen ist, und die trotzdem, wie die Beobachtung lehrt, akkommodieren. Für den Seehund treffen diese beiden Momente zu. Th. Beer beobachtete eine Akkommodation für die Nähe[1], und bekanntlich weicht die große starre Linse des Seehunds kaum von der Kugelgestalt ab. Beim Seehund sowohl, wie bei den übrigen Pinnipediern ist nun der meridionale Muskel, den wir fortan Musculus protrusor lentis oder F. E. Schulze'schen Muskel nennen wollen, in auffallend starker Weise entwickelt, während der Musculus ciliaris nur aus wenigen cirkulären Bündeln besteht.

Der Musculus protrusor lentis beschränkt sich in seiner Ausdehnung nicht auf den Ciliarkörper, sondern erstreckt sich, wie F. E. Schulze seinerzeit auch für den Menschen nachwies, über die ganze Chorioidea bis zum Augengrunde hin. Beim Menschen sind die Muskelfasern, die als engmaschiges Netz die ganze Kugelfläche der Uvea umspannen, nur sehr fein und, wenn sie überhaupt eine besondere Funktion haben, so darf man wohl mit Fukala annehmen, dass sie Zerrungen der Retina verhindern, indem ihr Zug die Kugelfläche in ihrer Form erhält, etwa wie das Netz eines

1) Nach brieflicher Mitteilung.

Luftballons. Bei den Pinnipediern sind es Muskelbündel von recht erheblicher Stärke, die durch die ganze Chorioidea ziehen und so einen, etwa der Blasenmuskulatur vergleichbaren Hohlmuskel bilden, von dessen Kontraktion man sich schon eine nennenswerte mechanische Wirkung versprechen kann. Eine Zusammenziehung des Protrusor lentis müsste einen Druck auf den Glaskörperraum ausüben, dem die Linse nachgeben würde. Wir hätten also einen Mechanismus für eine Linsenverschiebung nach vorn, d. h. für eine Akkommodation für die Nähe, deren thatsächliche Existenz die Beobachtung ergeben hat.

Da experimentelle Untersuchungen nicht vorliegen, hat es wenig Wert, darüber zu spekulieren, wie weit unter Säugetieren dieser Modus wohl noch verbreitet sein könnte, aber die anatomischen Verhältnisse lassen es höchst wahrscheinlich erscheinen, dass er nicht nur getrennt von der Akkommodationsart des Menschen, sondern auch mit ihr kombiniert wohl vorkommen dürfte.

Die Nebeneinrichtungen der Akkommodation.

§ 117. Wie aus der Darstellung der Akkommodationsmechanismen, die in so bunter Mannigfaltigkeit im Wirbeltierstamme durchgeführt sind, schon zur Genüge hervorgeht, spielen außer der Akkommodationsmuskulatur noch eine Reihe Nebeneinrichtungen eine Rolle, die bisher, nur nebenbei erwähnt, hier gemeinsam dargestellt werden sollen. Vor allem sind es die Aufhängeeinrichtungen der Linse und die Gestaltung des Ciliarkörpers.

Die Aufhängeeinrichtung der Linse ist in der Wirbeltierreihe ziemlich einförmig ausgebildet. Stets ist es eine Differenzierung des vorderen, ciliaren Anteils des Glaskörpers, der als Zonula ciliaris (Zinnii) bezeichnet wird.

Vergleichend anatomisch und physiologisch ist wenig über sie zu sagen.

Völliges Fehlen der Zonula wird von einigen rudimentären Augen berichtet.

So scheint bei Siphonops annulatus die Lamina hyaloidea anterior die einzige Einrichtung zur Fixierung der Linse zu sein. Beim Maulwurf kann man auch kaum von einer Zonula sprechen, wenigstens wenn man darunter ein Gebilde versteht, das aus regelmäßig geordneten, nicht membranartig verfilzten Glaskörperfasern besteht, denn bei Talpa setzt sich nur die Lamina hyaloidea anterior mit zahlreichen Fäserchen an den Linsenäquator an, als einzige Aufhängevorrichtung.

Bei der großen Mehrzahl der Wirbeltiere besteht im ganzen Umkreise der Linse ein komplizierter Faserapparat, dessen Elemente aus dem vorderen Teil des Orbiculus ciliaris, von den Ciliarfortsätzen entspringen. Die

Anordnung der einzelnen Faserzüge: äquatoriale, prä- und postäquatoriale Fasern hat zurzeit nur specielles Interesse. Typische Unterschiede der verschiedenen Tiere und funktionelle Strukturen sind hier noch nicht bekannt.

Eine Besonderheit zeigt die Aufhängeeinrichtung der Linse bei den Fischen.

Hier besteht nur an einer Stelle eine als Aufhängung dienende Einrichtung. Es ist das sog. Ligamentum suspensorium lentis, das sich an der, dem Musculus retractor lentis gegenüberliegenden Stelle an die Linse ansetzt und eine mehr oder minder viereckige Form hat.

Bei den Vögeln scheint auf den ersten Blick die Zonula zu fehlen, doch wird dies nur dadurch vorgetäuscht, dass die Linse in den Kranz der stark ausgebildeten Ciliarfortsätze gleichsam eingemauert ist, so dass nur in den Thälern zwischen den Fortsätzen ein Raum die Linse vom Ciliarkörper trennt, und hier hat die Zonula genau dieselbe typische Ausbildung wie bei den Säugetieren (Th. Beer).

Das Corpus ciliare.

§ 118. Ein sehr viel gestaltungsreicheres Gebilde als die Zonula stellt das Corpus ciliare, der Strahlenkörper, dar. Bei fast allen Wirbeltieren schließt sich an die Retina nach vorn ein Bezirk, der keine nervösen Elemente trägt und in seiner Gestaltung enge Beziehungen zur Linse, dem Glaskörper und den Flüssigkeiten des Augeninnern erkennen lässt.

Seine Begrenzung wird im allgemeinen nach vorn durch die Iriswurzel gegeben, eine Marke, die allerdings nicht überall als zweckmäßige Grenze erscheint, da sich Struktureigentümlichkeiten des Ciliarkörpers noch weit in das Gebiet der Iris fortsetzen können. Die Konvention, das vordere Ende der Ciliarfortsätze als Grenze des Ciliarkörpers anzunehmen, führt ebenfalls auf Schwierigkeiten. Die hintere Grenze des Orbiculus ciliaris, wie man in einer Erweiterung des Namens Corpus ciliare auch zu sagen pflegt, ist durch die Ora terminalis der Retina gegeben.

Ganz fehlen kann ein derartiger Orbiculus bei Teleostiern, doch kommt er auch hier gelegentlich vor, z. B. beim Thunfisch. Sonst findet er sich überall, aber in ganz außerordentlich verschiedenem Grade der Ausbildung. In erster Linie stehen die Veränderungen, die die Zellen der beiden Retinablätter im Orbiculus ciliaris erfahren, sie können sehr deutlich sein, ohne dass an der bindegewebigen Grundlage irgend welche Unterschiede gegenüber der Chorioidea zu erkennen wären, wie sie bei höher ausgebildeten Orbiculi allerdings niemals fehlen.

So besteht z. B. bei Proteus anguineus der Ciliarteil nur aus drei bis vier Lagen länglicher Zellen, die einen ringförmigen Wulst bilden, bei

Siphonops annulatus ist die Zone des Orbiculus dorsal nur dadurch markiert, dass die Zellen des Innenblattes der Retina etwa höher, cylindrischer werden und enger zusammenrücken (Kohl), ventral ist die Ausbildung stärker und zeigt die charakteristische Anschwellung aller beteiligten Schichten.

Bei Petromyzon planeri besteht insofern eine noch tiefere Stufe der Ausbildung, als der Orbiculus keine Blutgefäße führt, der retinale Anteil ist gleichfalls nur durch eine Verdickung der beiden Blätter gekennzeichnet (Kohl). Bei Tritonen und Schlangen hat der Bezirk des Strahlenkörpers ganz das Aussehen der Chorioidea und nur der Mangel an Sehelementen unterscheidet ihn von der Pars optica.

Bei Selachiern sind schon etwas größere Unterschiede des Ciliarkörpers gegenüber der übrigen Chorioidea + Retina festzustellen. Die bindegewebige Grundlage, die distale Fortsetzung der Chorioidea, zeigt sehr viel weniger Arterien als die letztere, dagegen viele Gefäße mit nur endothelialer Wandung. Auf dieser Unterlage verlaufen in größerer Zahl radiäre Falten, meist sehr regelmäßig, zuweilen auch zu zweien verschmelzend. Die Dimensionen dieser Falten sind sehr gering, sie halten sich innerhalb der Größenordnung von Zehnteln Millimetern, und bestehen fast ausschließlich aus Erhebungen der beiden Retinablätter. Der, bei den Ciliarfortsätzen so charakteristische Reichtum an Blutgefäßen ist hier nicht zu finden, nur hier und da findet eine Capillarschlinge den Weg in das spärliche pigmentierte Bindegewebe, das den engen Raum zwischen den beiden Doppelblättern der Retinaschichten füllt. Im Bereich des Musculus retractor lentis und des Ligamentum suspensorium (ventral und dorsal) erleidet der regelmäßige Faltenverlauf Störungen (Franz).

Bei Amphibien und Reptilien findet sich meist keine auffallende Entwicklung des Ciliarkörpers. Der Frosch zeigt etwa 70—80 kurze Ciliarfalten, die auf die Iris übergreifen und erst gegen den Pupillarrand verstreichen.

Wenig stark ausgebildet sind die Ciliarfortsätze auch bei den Eidechsen und beim Chamäleon, wo die kleinen warzigen Unebenheiten und meridionalen Leistchen kaum den Namen von Fortsätzen verdienen. Die Krokodile haben zahlreiche lange Fortsätze, deren Spitzen sich an die Linsenkapsel anlegen (Leuckart 24).

Sehr stark entwickelt ist der Ciliarkörper bei den Vögeln. Einerseits erreicht bei den Eulenaugen der Orbiculus ciliaris eine ganz gewaltige Breite, andererseits zeigen alle Vogelaugen zahlreiche und reichgegliederte Fortsätze.

Neben ca. 100 Hauptfortsätzen, die in großer Ausdehnung der Linsenkapsel anliegen, ragen 3- bis 4mal so viel Nebenfortsätze ins Augeninnere hinein, und in den zahlreichen Falten der einzelnen Fortsätze

sind viele Blutgefäße untergebracht. Besonders stark ist die Entwicklung bei den Raubvögeln, hier ist der Rand der Fortsätze mit einer Doppelreihe kleiner Papillen besetzt, die je eine Gefäßschlinge enthalten. Vor allem am vorderen, der Linse anliegenden Rand ordnen sich diese Wärzchen zu einem dichtgedrängten Kranze (Leuckart 24).

Recht verschiedenartig ist das Bild, das die Ciliarfortsätze der Säugetiere bieten. Das eine Extrem stellen die Pinnipedier dar, mit meist nicht sehr zahlreichen großen Ciliarfortsätzen, die als ganz flache dreieckige Blätter zwischen Ciliarkörper und Linsenäquator ausgespannt sind. Bei Pferd, Rind, Macropus u. a. finden sich ähnliche Verhältnisse.

Dem gegenüber tritt bei den Ciliarfortsätzen des Menschen, des Affen, des Hundes u. s. w. viel mehr die Oberflächenentwicklung in den Vordergrund und giebt diesen, mit vielen Fältchen und Warzen besetzten Gebilden ein krauses unregelmäßiges Gepräge. Die Spitzen erreichen hier den Linsenäquator nicht. Die, im Vergleich zu der Größe der Augen, winzigen Ciliarfortsätze der Wale, Zahnwale wie Bartenwale, deren Spitzen weit von der Linse entfernt bleiben und die, bei starker Reduktion des bindegewebigen Stromas, nur ein Gewirr von Gefäßschlingen mit Epithelüberzug darstellen, bieten wieder ein ganz anderes Bild.

Am geringsten sind die Veränderungen, die die Grundplatte des Ciliarkörpers erfährt. Gegenüber der Chorioidea bietet der Bezirk des Orbiculus ciliaris generell den Unterschied, dass die Choriocapillaris fehlt, auch das Tapetum lucidum, wo ein solches vorhanden ist, findet meist mit der Ora terminalis retinae, also an der Grenze des Ciliarkörpers, sein Ende.

Als besondere Differenzierung ist hier eigentlich nur eine stärkere bindegewebige Platte zu erwähnen, die unter bestimmten Bedingungen dem Stroma des Orbiculus eingewebt wird. Sie findet sich in den Fällen, in denen, bei besonders starker Entwicklung des Ligamentum pectinatum, der Orbiculus ciliaris keine unmittelbare feste Stütze an der Sklera gewinnen kann und er infolgedessen in sich selbst die nötige Festigkeit besitzen muss, um die Linse zu tragen und den Zugspannungen gewachsen zu sein, die bei akkommodativen Veränderungen an der Linse auf ihn einwirken. Dies trifft bei den Vögeln, besonders den Raubvögeln zu, und ebenso unter den Säugetieren bei den Pinnipediern, wo Macrorhinus leoninus (Fig. 159) wohl die extremste Entwicklung einer derartigen, fast skleraharten Grundplatte des Orbiculus ciliaris zeigt, die hier sogar nach vorn noch ein gutes Stück in das Irisstroma hineinragt.

§ 119. Die bunte Fülle der Erscheinungsformen, die die Ciliarfortsätze bieten, in eine übersichtliche Gruppierung zu bringen, gelingt nur auf Grund einer funktionellen Interpretation dieser Gebilde:

Man muss sich gegenwärtig halten, dass die verschiedenen Komponenten, aus denen die Ciliarfortsätze aufgebaut sind, eine sehr verschiedene physiologische Dignität besitzen: Das Epithel (die beiden Retinablätter), das Bindewebe und die Blutgefäße haben ganz verschiedenartige Leistungen.

Zwar liegen physiologisebe Erfahrungen über die Bedeutung dieser einzelnen Gewebe für die Leistungen eines Ciliarfortsatzes nicht vor, aber wir können uns doch eine Reihe, durch vielerlei Erfahrungen gestützte, Vorstellungen von ihrem Wert machen.

Seit langem schreibt man den Ciliarfortsätzen eine wesentliche Bedeutung bei der Sekretion der flüssigen Augenmedien zu. Eine derartige Funktion, die ja nicht etwa als eine Filtration von Blutserum betrachtet werden darf, kann, mit den relativ bedeutenden Anforderungen, die sie an die chemischen Fähigkeiten der funktionierenden Elemente stellt, wohl nur von den Epithelzellen, den Zellen der Pars ciliaris retinae verrichtet werden. Eine besondere Gestaltung des epithelialen Anteils des Strahlenkörpers ist also überall zu erwarten, da stets die Anforderung der Produktion flüssiger Augenmedien gestellt wird. Es stimmt hiermit gut überein, dass auch bei der primitivsten Ausbildung des Ciliarkörpers (z. B. Petromyzon, Proteus u. a.) stets das Epithel typische Veränderungen gegenüber der Umgebung zeigt, die in der Richtung auf eine gesteigerte Funktion liegen, also vor allem Zunahme der Größe und (oder) Zahl der Zellen und Zellschichten.

Das Bindegewebe hat ja ganz allgemein stützende Funktion, und wir brauchen ihm keine weitere zuzuschreiben, um seine Verteilung in den Ciliarfortsätzen zu verstehen.

Hans Virchow (69), der zuerst eine Analyse der Gestaltung der Ciliarfortsätze der Säugetiere nach funktionellen Gesichtspunkten versuchte, unterscheidet wesentlich zwei Typen, den »glatten Habitus« und den »wulstigen Habitus« und bringt die beiden in Verbindungen mit den Funktionen der Ciliarfortsätze, 1. die Linse zu stützen, 2. einer Gefäßausbreitung Raum zu geben.

Bei Erweiterung der Betrachtung für die ganze Wirbeltierreihe muss diese Darstellung ein wenig erweitert werden, ohne dass der Grundgedanke eine Änderung erführe (s. u.).

Die Erwähnung des »wulstigen Habitus« führt uns auf die dritte Komponente der Ciliarfortsätze, auf die Blutgefäße. Ihre starke Entwicklung z. B. bei Vögeln und manchen Säugetieren darf nicht in der Art interpretiert werden, dass man ihre Funktion in reichlicherem Herausschaffen von Nährmaterial sieht, denn bei dem, doch immerhin nicht sehr bedeutendem Stoffwechsel der flüssigkeiterneuernden Zellen des Auges (vergl. Leber) würde eine weit geringere Vaskularisierung hier völlig genügen, wie man ja auch daraus sieht, dass die Pinnipedier, bei denen wahr-

scheinlich ein viel lebhafterer Flüssigkeitsstrom in den vorderen Teilen des Auges cirkuliert, wie bei Landtieren (s. Pütter), so geringe Entwicklung des Gefäßanteils der Ciliarfortsätze zeigen.

Jede größere Gefäßansammlung kann bei wechselndem Blutgehalt sehr erhebliche Volumenschwankungen erleiden, es sei nur an die Schwellgewebe z. B. der Nase und des Urogenitaltraktes erinnert, und es liegt nicht fern, diese ohne weiteres vorhandene Möglichkeit zur Erklärung der reichen Gefäßversorgung in den Ciliarfortsätzen heranzuziehen.

Eine Volumabnahme der Ciliarfortsätze bei steigendem intraokularem Druck könnte sehr wohl geeignet sein, eine derartige Steigerung zu verhindern, und wir hätten dann in den Ciliarfortsätzen Regulatoren des intraokularen Druckes zu sehen (Rabl 167). Mit dieser Annahme stimmen die Erfahrungen der vergleichenden Anatomie und Physiologie aufs beste überein.

In allen den Fällen, in denen die Akkommodation ganz oder teilweise darauf beruht, dass durch eine Steigerung des Druckes im Glaskörperraum die Linse nach vorn getrieben wird, würden gefäßreiche Ciliarfortsätze direkt hinderlich sein, da sie der zur Akkommodation notwendigen Drucksteigerung entgegenwirken, und dementsprechend fehlen den Tieren mit dieser Form der Einstellung die Ciliarfortsätze ganz oder sie sind doch schwach und von »glattem Habitus«. So ist es bei den Amphibien und Schlangen.

Für eine Reihe von Säugetieren sahen wir aus verschiedenen Gründen (kuglige Linse, starker Musculus protrusor lentis, s. o.) eine ähnliche Akkommodation als höchst wahrscheinlich an, und damit wird auch der Mangel einer starken Gefäßentwicklung bei diesen Formen, besonders den Pinnipediern, dem Pferd und vielleicht noch manchen anderen durchaus verständlich.

Andererseits wissen wir aus den experimentellen Erfahrungen am Menschen, dass unsere Akkommodation auf Entspannung des Aufhängeapparates der Linse ganz ohne Drucksteigerung verläuft (Hess und Heine), und dürfen die extrem nach dem »wulstigen Habitus« gebauten Ciliarfortsätze als die feinen Regulatoren ansprechen, die hier jede entstehende Drucksteigerung sogleich ausgleichen.

Noch eine Wirbeltierklasse akkommodiert durch Entspannung der Linsenaufhängebänder: die Vögel, und auch hier besteht eine gewaltige Gefäßentwicklung in den Ciliarfortsätzen, so dass man auch hier wohl auf gute Regulation des Druckes schließen darf. Ja hier besteht noch ein Gebilde im Auge, das den Ciliarfortsätzen im Bau vollkommen gleicht: der Pecten oder Kamm, auf dessen Bedeutung wir weiter unten zurückkommen wollen.

Auf alle diese Thatsachen gestützt, können wir die folgenden Typen in der Ausbildung der Ciliarfortsätze unterscheiden:

I. Typen, bei denen die stützende Funktion von wesentlicher Bedeutung ist, und bei denen dementsprechend die Spitzen der Ciliarfortsätze in mehr oder minder weitem Umfange der Linsenkapsel fest anliegen. Unter den Fortsätzen, die nach diesem Prinzip gebaut sind, finden wir zwei verschiedene Gruppen:

a) Fortsätze von »glattem Habitus«, bei denen eine Regulation des intraokularen Druckes nicht erfordert wird, bezw. direkt schädlich sein würde, wegen der speciellen Art der Akkommodation (Beispiele: Pinnipedier, Arthiodactylen, Perrissodactylen, Macropus).

b) Fortsätze von wulstigem Habitus, die also außer der stützenden Funktion auch als Regulatoren des intraokularen Druckes wirken (Beispiel: die Vögel).

II. Typen, bei denen die stützende Funktion zurücktritt, so dass die immerhin noch gut ausgebildeten Fortsätze den Linsenäquator nicht mehr erreichen. Auch hier haben wir dieselben Untertypen

a) von »glattem Habitus«, z. B. Schlangen, Frösche.

b) von »wulstigem Habitus«, z. B. Mensch, Raubtiere u. s. w.

III. Endlich giebt es Typen, bei denen wir an eine mechanische Funktion gar nicht mehr denken können und bei denen nur noch die beiden anderen Funktionen: die Regulation des intraokularen Druckes und die Absonderung flüssiger Augenmedien bestimmend für die Gestaltung gewesen sein könnten. Es scheint, dass nur die letztere Möglichkeit realisiert ist. Hierher gehören zunächst die Ciliarfortsätze der Selachier, bei denen aus Mangel an Gefäßen eine Funktion im Sinne einer Druckregulierung auszuschließen ist. Die Erhebungen können wohl nur als Mittel der Flächenvergrößerung gedeutet werden, so dass die sekretorische Funktion dieser Region dadurch betont erscheint.

Die Ciliarfortsätze der Wale, Denticeten wie Mysticeten, zeigen ein ganz anderes Bild, und doch dienen auch sie wahrscheinlich nur derselben Funktion, wie bei den Selachiern. Der große Gefäßreichtum, der extrem ausgebildete »wulstige Habitus« ließen leicht an Regulatoren des intraokularen Druckes denken, aber wenn man das winzige Volumen dieser Gebilde im Vergleich mit dem großen Volumen des Bulbusinnenraumes vergleicht, so wird man sich von einer, ganz sicher möglichen Wirkung in dieser Richtung doch quantitativ nur sehr wenig versprechen können. Eine Vergrößerung der Fläche, die secernierende Zellen der Pars iridica retinae trägt, erscheint hier aber im Hinblick auf die, offenbar sehr bedeutenden Anforderungen des Flüssigkeitswechsels als durchaus notwendig, so dass wir diese eigenartig entwickelten Fortsätze wohl als typische Vertreter der rein sekretorischen Funktion der Ciliarfortsätze auffassen dürfen.

Es scheint, als ob eine genügende Würdigung der drei aufgezählten Funktionen der Ciliarfortsätze in allen Fällen genügt, um ein Verständnis der Einzelgestaltungen zu vermitteln.

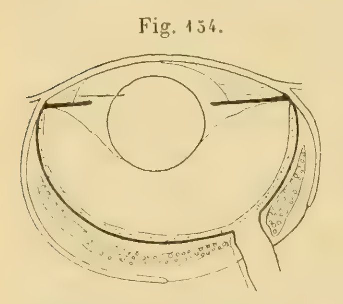
Bei Wirbellosen, von denen hier allerdings wohl nur die Alciopiden, Heteropoden und Cephalopoden zum Vergleich in Betracht kommen, sind keine Andeutungen von Gebilden bekannt, die den Ciliarfortsätzen analog wären. Hier scheint nur die Funktion der Beschaffung flüssiger Augenmedien in Betracht zu kommen und diese wird überall ohne Oberflächenvergrößerung gelöst.

Die Regulation des intraokularen Druckes.

§ 120. Bei der Gestaltung der Ciliarfortsätze traten schon an einigen Stellen (Vögel, ein Teil der Säugetiere) Momente als Form bestimmend auf, die auf eine Ausgleichung von Druckunterschieden abzielten, denen unter normalen Bedingungen der Bulbus ausgesetzt sein kann.

Welche Bedeutung eine derartige Regulation hat, ist nicht recht klar. Ihr Fehlen in sehr vielen Fällen zeigt, dass es sich um keine generell für das Wirbeltierauge notwendige Funktion handelt.

Fig. 154.



Auge von Esox lucius. Vergr. 2,9 fach. Zwischen Sklera und Chorioidea sieht man die »Chorioidealdrüse«, zwischen Iris und Cornea das starke Ligamentum annulare.

Thatsächlich aber finden sich eine Reihe von Apparaten, bei denen es offenbar ist, dass sie bedeutende Volumenschwankungen erleiden können, und denen infolgedessen eine Leistung im Dienste der Regulation des intraokularen Druckes als möglich erscheint.

In erster Linie sind hier die Wundernetze im Fischauge zu erwähnen, deren eines, das lange bekannt ist, als Chorioidealdrüse bezeichnet wird, während ein zweites im Auge der Cypriniden vorkommendes Rete mirabile als »linsenförmiger Gefäßkörper« (Thilenius) beschrieben worden ist.

Die Glandula chorioidea liegt neben dem Opticuseintritt zwischen Argentea und Pigmentschicht der Chorioidea (s. Fig. 154). Die Gestalt ist die eines Ringes, oder eines nach dem Opticus hin offenen Hufeisens.

Manchmal ist sie so voluminös, dass sie die Sklera buckelförmig auftreibt, in anderen Fällen sehr unscheinbar, oder nicht einmal nachweisbar, wie bei Muraena und Silurus (Leuckart 24).

Dem Bau nach ist die Chorioidealdrüse ein arterielles und venöses Wundernetz. Die arteriellen Äste entstehen durch büschelförmigen Zerfall der Arteria ophthalmica magna, laufen unter dichotomen Verzweigungen eine Strecke weit und sammeln sich zu einer Anzahl von Stämmchen, die

meridional in der Chorioidea verlaufen. Sie lösen sich zur Choriocapillaris auf, aus der das Blut durch mehrere kleine Venenstämmchen in den venösen Teil des Rete mirabile zurückkehrt.

Bei den Vögeln findet sich die als Pecten (Kamm oder Fächer) bezeichnete Bildung, die eine Schwellgewebsplatte darstellt, die vom Sehnerveneintritt aus in den Glaskörper hineinragt.

Bei Gans, Schwan und Storch lässt sich der Pecten nach vorn bis gegen die Linsenkapsel hin verfolgen, während er in der Regel kaum den hinteren Rand des Verbindungsteils erreicht.

Der Fächer ist wie eine Halskrause gefaltet, die Falten sind meist niedrig und abgerundet, doch z. B. beim Strauß und Kasuar scharfkantig und von ansehnlicher Höhe. Die Zahl der Falten variiert stark: Kasuar, Nachtigall und Eule haben fünf Falten, bei Tagraubvögeln, Hühnern und zahlreichen Singvögeln finden sich ungefähr 16, bei Wasservögeln 9—12 und bei der Krähe 30 (Leuckart 24). Dass der Kamm thatsächlich bedeutende Volumschwankungen erfährt, bestätigt die Augenspiegeluntersuchung, bei starker Erektion kann der Kamm die Iris von hinten völlig verdecken (Ziem 95).

5. Formgebende und stützende Gewebe.

§ 121. Formgebende Gewebe gehören nicht unbedingt zum Bestande eines Lichtsinnesorganes, sie treten in beachtenswerter Weise erst bei größeren, höher differenzierten Sehorganen auf und erlangen eine besondere funktionelle Bedeutung erst da, wo dem Auge ein Schutz gegen Deformationen durch äußere Gewalt unentbehrlich ist.

Nicht nur die primitiven Pigmentbecherocellen bieten uns in diesem Falle nichts bemerkenswertes, auch bei den Insektenaugen spielt eine mechanische Festigung des Komplexauges als Ganzen keine Rolle, denn diese Augen sind ausnahmslos unbeweglich und die Wirkung des Zuges und Druckes der Augenmuskeln ist es in erster Linie, die eine Festigung der äußeren Form erfordert. Auch die Cephalopodenaugen sind unbeweglich den umgebenden Geweben eingefügt.

So bleiben hier nur die Augen der Wirbeltiere zu besprechen, die in der Ausbildung ihrer Sklera, bezw. Corneo-Sklera ein getreues Bild der mechanischen Einflüsse geben, die formgefährdend auf den Bulbus wirken und denen die formerhaltenden Gewebe entgegenwirken.

Überall im Wirbeltierstamme bildet Bindegewebe die Grundlage der Corneo-Sklera und setzt den mechanisch wirksamen Teil zusammen. Die Cornea ist schon, auch in mechanischer Beziehung, Gegenstand der Darstellung gewesen, so dass hier nur die Sklera selbst zu betrachten ist.

Wenn außer dem Bindegewebe sich Knorpel und Knochen am Aufbau der Sklera beteiligen, so kommt darin eine specifische Eigenart der einzelnen

Klassen zum Ausdruck, denn den Anforderungen an Festigkeit vermag in der Ausdehnung, die hier verlangt wird, auch das Bindegewebe allein gerecht zu werden. Das zeigen die Sklerae der Wale, die den Zug der gewaltigen Augenmuskeln ohne Deformation aushalten müssen, und bei denen die Festigung ausschließlich durch Bindegewebe, das allerdings stark sklerosiert und dadurch fast glashart ist, bewirkt wird.

Bei den Selachiern tritt das Bindegewebe im Aufbau der Sklera ganz zurück gegenüber dem Knorpelgewebe, das als dickere oder dünnere Platte überall zwischen den beiden dünnen Bindegewebslamellen liegt.

Bei einigen Formen (Mustelus, Trygon) sind der Grundsubstanz des Knorpels Kalkplättchen eingelagert, die bei Zygaena malleus eine beträchtliche Dicke erreichen.

Bei den Teleostiern tritt die Anlage zur Knochenbildung auch am Bulbus hervor, indem an den Stellen, die größere Festigung erfordern, Knochenplatten eingelagert sind. Die Entstehung dieser Knochen zeigt eine deutliche Abhängigkeit von der des Skleralknorpels, indem die (echten) Knochenplatten stets an der Oberfläche des Knorpels entstehen. Es sind meist zwei halbmondförmige Platten, die nasal und temporal liegen. Sie fehlen vielen Fischen (z. B. Gadus, Gasterosteus), bleiben bei anderen Formen klein und nehmen in extremen Fällen (Thynnus, Xyphias) derart an Größe zu, dass sie sich dorsal und ventral berühren, wodurch dann ein förmlicher Knochenring entsteht (37). Auch die Dicke der Platten wechselt stark von ganz dünnen Lamellen zu starken Platten, die mit Markräumen und Spongiosa ausgestattet sind, wie bei Xiphias (Lauber 185). Knochen in der Sklera finden sich auch bei Stegocephalen und vielen Sauropsiden, sie fehlen bei Pleriosauriern, Schlangen, Krokodilen, bei den recenten Amphibien und bei den Säugetieren.

Eine viel weitere Verbreitung wie das Knochengewebe hat der hyaline Knorpel in der Sklera.

Bei den Teleostiern fehlt er nur in wenigen Formen, z. B. Aal und Wels, meist bildet er eine wesentliche Grundlage des Augengrundes, d. h. der hinter dem Äquator gelegenen Bulbusteile, und spielt in diesem Abschnitt auch bei den Sauropsiden eine bedeutende Rolle. Bei den Amphibien tritt er zurück, bei Fröschen und Kröten finden sich im Augengrund noch Knorpelbecher verschiedener Ausdehnung, während Salamandra und Triton eine rein bindegewebige Sklera haben.

Unter den Säugetieren dokumentieren die Monotremen ihre primitive Natur durch den Besitz von Skleralknorpel, der bei Echidna im ganzen Umfange dem Sklerabindegewebe eingelagert ist, bei Ornithorhynhus sich noch in Form einer Knorpelplatte zeigt (37). Bei allen übrigen Säugetieren fehlen Knorpel wie Knochen in der Sklera völlig.

Zum Verständnis der speciellen funktionellen Gestaltung der Sklerae

ist es zunächst nötig, sich über die verschiedenen Einflüsse klar zu werden, die deformierend auf sie einwirken können.

§ 122. Bei weitem das wichtigste Erfordernis im Sklerabau ist die Formbeständigkeit gegenüber Muskelzug.

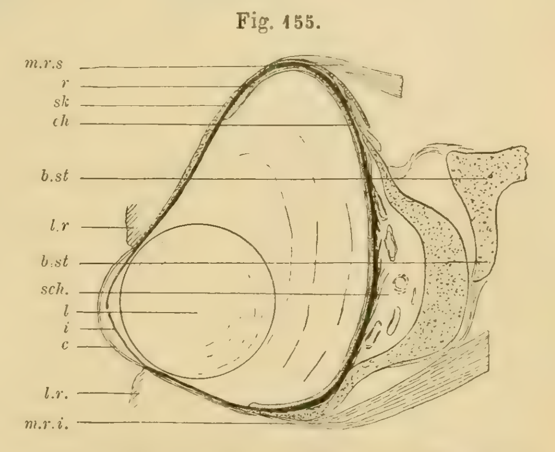
Zwei Gruppen von Muskeln können eine deformierende Wirkung entfalten, die äußeren Augenmuskeln und die Akkommodationsmuskeln.

Eine Analyse des Sklerabaues als Funktion dieser Bedingungen hat besonders Franz (207) versucht, dem ich mich im folgenden anschließe.

Die Akkommodationsmuskeln wirken wohl nur auf die Gestaltung des Teils der Sklera, mit dem sie in unmittelbare Beziehung treten, d. h. also auf den Teil, der zwischen Äquator und Cornealrand gelegen, seit lange als Sulcus corneae oder Verbindungsteil bezeichnet wird.

Bei den Teleostiern mit ihrem relativ gering entwickelten Akkommodationsapparat ist ein gestaltender Einfluss auf den Verbindungsteil nicht nachweisbar, dagegen trifft Franz wohl das Richtige, wenn er die beiden conjunctivalen Knochenplättchen, die dorsal und ventral der Sklera bei Acipenser aufgelagert sind, in Beziehung zu den Ansätzen des Linsenmuskels und des Ligamentum suspensorium bringt.

Fig. 155.



Vertikalschnitt durch das Auge von Raja batis. Vergr. 5 fach. Nach Franz.

r Retina; *sk* Sklera; *ch* Chorioidea; *b.st* Bulbusstütze; *l.r* Lidrand; *sch.* Suprachorioidea; *l* Linse; *i* Iris; *c* Cornea; *m.r.s.* und *m.r.i.* Augenmuskeln.

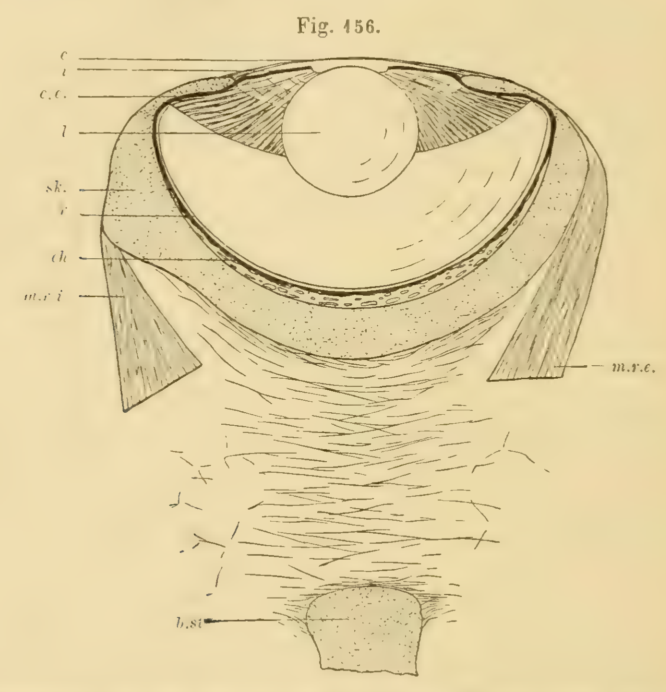
Sehr deutlich wird diese Beziehung besonderer Versteifungen zur Akkommodationsmuskulatur bei den Sauropsiden. Hier entspricht meist ein wohl ausgebildeter Skleralring, aus einer Anzahl Knochenplättchen bestehend, dem Akkommodationsapparat, der, wie aus der Art seiner Funktion hervorgeht, einen Zug auf die Sklera (im Verbindungsteil) ausüben muss.

Der Skleralring fehlt bei den Sauropsiden, wo entweder infolge geringer Ausbildung der Akkommodation die Beanspruchung der Sklera in dieser Beziehung eine geringe ist, wie bei den Krokodilen und da, wo infolge eines anderen Modus der Akkommodation kein Zug auf die Sklera ausgeübt wird, wie bei den Schlangen.

Sehr gut entwickelt ist er dagegen bei Formen mit so extremen

akkommodativen Fähigkeiten, wie den Schildkröten und bei den Vögeln. Die Röhrenform des Eulenauges allein macht eine Aussteifung des Verbindungsteils durch starke Knochenplatten nicht notwendig, wie man daraus ersieht, dass bei Fischen (BRAUER) und Cephalopoden (CHUN) noch extremere Röhrenformen auftreten, ohne dass hier, bei Mangel der Akkommodation und bei ganz abweichendem Akkommodationsmechanismus (Cephalopoden) eine besondere Versteifung ausgebildet wäre. Bei den Vögeln aber erfordert der starke Akkommodationsmuskel eine beträchtliche Formbeständigkeit der Sklera im Verbindungsteil.

Fig. 156.



Horizontalschnitt durch das Auge von *Selache maxima*. Natürliche Größe. Nach FRANZ. *c* Cornea; *i* Iris; *c.c.* Corpus ciliare; *l* Linse; *sk.* Sklera; *r* Retina; *ch* Chorioidea; *b.s.* Bulbusstütze; *m.r.e.* und *m.r.i.* Augenmuskeln.

Für die Festigkeitsverhältnisse des Augengrundes sind die Anforderungen, die Zug und Druck der äußeren Augenmuskeln stellen, maßgebend.

Diese drücken den Bulbus gegen das retrobulbäre Gewebe, eventuell gegen besondere Bulbusstützen (s. u.), und als Gegenwirkung beobachten wir im Augengrund eine Verdickung der Sklera.

Verdickt kann die Sklera ferner an den Insertionsstellen der Muskeln sein, so beim Lachs (30), wo die Ansatzstellen der Musculi recti durch vorspringende Höcker und Wülste ausgezeichnet sind, während z. B. beim Stichling an den entsprechenden Stellen der Knorpelbecher nach innen mit

warzenförmigen Erhebungen versehen ist, die gegen die Chorioidea hin vorspringen.

Erfolgt der Zug der Augenmuskeln nicht nach hinten, sondern bei stärker gedrehtem Bulbus so, dass eine nennenswerte Komponente senkrecht auf die Bulbuswand fällt, so sind an diesen Stellen besondere Verdickungen zu erwarten, wie sie zuweilen in sehr auffälliger Weise bei manchen Selachieraugen vorkommen (Franz, s. Fig. 156).

In einer Reihe von Fällen (Pinnipedier, Selachier) hat die Sklera noch am Cornealrande eine oft beträchtliche Verdickung. Es ist dies nach Franz so zu verstehen, dass die Anforderungen an die Biegungsfestigkeit hier besonders hervortreten.

Alle die Anforderungen an die Festigkeit der Sklera stehen in Beziehung zur absoluten Größe der deformierenden Faktoren, also in erster Linie zur absoluten Kraft der Augenmuskeln.

Da nun die Augengröße im allgemeinen nicht der Körpergröße proportional zunimmt, sondern sehr viel langsamer, so sind bei größeren Tieren nicht nur absolut dickere Sklerae zu erwarten, sondern auch relativ stärker entwickelte, wie sie z. B. das Elefantenauge zeigt.

§ 123. Für die Formbeständigkeit kommt außer der Stärke der Sklera natürlich auch die Höhe des intraokularen Druckes in Betracht, dessen absoluten Betrag wir nur in ganz vereinzelten Fällen kennen, so dass sich nicht beurteilen lässt, welche Rolle für die Festigung der Form dies Moment, quantitativ betrachtet, spielen kann.

Weicht der Bulbus stark von der Kugelform ab, in die ihn der intraokulare Druck zu zwingen sucht, so werden eventuell besondere Versteifungen an einzelnen Stellen gegen diese Einwirkung nötig sein, wie z. B. Franz sie für das Auge von Raja vermutet (s. Fig. 155).

Die Gegenwart besonderer Bulbusstützen spielt, wie erwähnt, gleichfalls eine gewisse Rolle bei der Formgebung der Sklera, doch sind derartige Gebilde nicht häufig, sie kommen gegenwärtig nur bei Selachiern (einigen Haien und den Rochen) vor und bestehen in knorpeligen Fortsätzen des Cranium, die entweder an den Bulbus selbst herantreten, oder in seiner Nähe enden. Dies Ende ist als Gelenkfläche (Pfanne) gestaltet, der am Bulbus eine Fläche in der Nähe des hinteren Poles (als Gelenkkopf) entspricht.

Franz macht darauf aufmerksam, dass die Bulbusstütze nur da entwickelt ist, wo im Augengrund die Chorioidea durch eine stark entwickelte Suprachorioidea von der Sklera getrennt ist (Acanthias, Laemargus, Raja u. s. w.), dass dagegen vier Species, bei denen die Suprachorioidea schwach entwickelt ist (Mustelus, Scyllium, Spinax, Chimaera), keine Bulbusstütze haben.

Bei weiteren Formen mit schwacher Suprachorioidea (Lamna, Carcharias u. s. w.) ist nur eine rudimentäre Bulbusstütze vorhanden. In den langen Augenstielen der Jugendformen von Tiefsee-Teleostiern kommen gleichfalls Knorpelstäbe als Stützen vor, die hier erwähnt werden sollen (Brauer).

Während bei den Selachiern der Bulbus auf der Gelenkfläche der Bulbusstütze frei beweglich ist, findet sich bei den Walen eine Einrichtung, die funktionell der Bulbusstütze gleichkommt, den Augapfel aber gleichzeitig in starre, unbewegliche Verbindung mit dem Schädel bringt. Es ist die gewaltig verdickte Opticusscheide. Bei Denticeten, die mit starken Bindegewebsschichten, zwischen denen ein reiches Geflecht von Ciliargefäßen gelagert ist, den Opticus in bedeutender Dicke umhüllen. Z. B. setzt bei Hyperoodon rostratus, der einen Bulbusdurchmesser von 74 (horizontal) und 66 (vertikal) mm hat, die Scheide mit elliptischem Querschnitt und 54 zu 35 mm Ausdehnung an den Bulbus an. Das Bindegewebe der Opticusscheide ist nicht sklerosiert und setzt sich infolgedessen scharf gegen die Sklera ab. Bei Balaena mysticetus (Mysticeten) dagegen besteht die oberflächliche Schicht der Opticusscheide aus Skleragewebe (Pütter).

§ 124. Eine besondere Stellung unter den Stützapparaten nimmt das System der Stützfasern der Retina ein, die aus Neuroglia bestehen.

Vergleichend ist wenig über sie zu sagen. Im Prinzip bieten die untersuchten Fälle alle das vom Menschen her bekannte Bild.

Bemerkenswert sind höchstens die Erfahrungen an rudimentären Augen. Eine verstärkte Entwicklung bindegewebiger Elemente in epithelialen Organen ist ja allgemein ein Zeichen des rudimentär Werdens. So ist z. B. unter den Säugetieren die Stützsubstanz der Retina bei den Fledermäusen auffallend stark ausgebildet (Rabl 147). In noch viel höherem Maße ist dies beim Maulwurf der Fall.

Die Fußstücke der Müller'schen Radiärfasern treten hier in der typischen Weise mit ihren dreieckigen Füßchen zur Limitans interna zusammen. Seitenäste geben sie nur im Bereich der Granulosa externa ab, die Stützzellen selbst liegen fast ausschließlich im centralen Teil der äußeren Körnerschicht. Zwischen den Sehzellen durchtretend, durchsetzen die Radiärfasern das Pigmentepithel und verbinden sich mit der, meist besonders differenzierten innersten Lage der Chorioidea (Kohl 99).

Noch einen Schritt weiter geht die hypertrophische Entwicklung des Retina-Stützgewebes im Auge von Myxine glutinosa. Hier ist der ganze Glaskörperraum mit Bindegewebe erfüllt, das Faserzüge mit reichlichen Zellen massenhaft in die Retina entsendet. Eine Grenze zwischen dem Gewebe des Glaskörpers und der Retina besteht nicht, die Fasern durchziehen die ganze Retina, das Sinnesepithel und die Pigmentschicht und

vereinigen sich mit einer Bindegewebsschicht, die, aus wenigen Faserzügen bestehend, sich zwischen Pigmentepithel und Sklero-Chorioidea einlagert, und als »Zwischenmembran« bezeichnet wird (Kohl 110).

Die genetische Zusammengehörigkeit von Glaskörper und Stützgewebe der Retina tritt bei allen diesen rudimentären Augen aufs deutlichste hervor (Kohl).

6. Cirkulationsapparate.

§ 125. Die Cirkulationsapparate der Sehorgane geben ein gutes Bild der verschieden intensiven Umsetzungen, die in den einzelnen Teilen stattfinden.

Die unter der Wirkung des Lichtes rasch eintretende saure Reaktion der isolierten Froschnetzhaut (Dittler 223) zeigt deutlich, wie auch nach Stillstand des Kreislaufs noch höchst lebhafter Stoffwechsel in den Sehzellen stattfindet, denn auch, wenn eine gewisse Zeit hindurch kein neues Nährmaterial herbeigeschafft wird, enthalten die Zellen genug Stoffreserven zu lebhaftem Umsatz; während aber bei erhaltener Cirkulation die Stoffwechselprodukte fortgeschwemmt werden, erfolgt im isolierten Organ ihre Anhäufung, die sehr bald den Stoffwechsel zum Stillstande bringt.

In erster Linie ist also das Cirkulationssystem als Durchspülungseinrichtung aufzufassen, die die Anhäufung von Stoffwechselprodukten verhindert. Die Ausschaltung dieser Funktion führt rasch zur Vernichtung des Lebens, während die Unterbrechung der Nahrungszufuhr erst nach längerer Zeit das Leben aufhebt.

Eine besondere Stellung unter den zugeführten Stoffen nimmt der Sauerstoff ein, dessen Entziehung — vielleicht gleichfalls durch Anhäufung von unvollständig oxydierten Stoffwechselprodukten — sehr rasch das Leben vernichtet.

Finden wir in einem Teil des Auges reichliche Cirkulationseinrichtungen, aber keine Blutgefäße, so liegt es nahe, daran zu denken, dass hier bei lebhaftem Stoffumsatz die Oxydationen zurücktreten, so dass mit leistungsfähigen Einrichtungen für Fortschaffung von Stoffwechselprodukten und Herbeischaffung von Nährmaterial alle erforderlichen Bedingungen erfüllt sind.

Über die Art der Versorgung mit Gefäßen wissen wir bei niederen Tieren nichts, was eine vergleichende Darstellung ermöglichte, nur für Wirbeltiere liegt einiges Material vor.

Zwei große Systeme von Blutgefäßen versorgen das Auge und erfordern getrennte Darstellung:

1. Das System der Gefäße des Uvealtractus.
2. Das System der Gefäße von Netzhaut und Glaskörper.

Bei den Uvealgefäßen ist zu beachten, dass Iris und Chorioidea von verschiedenen Gefäßsystemen aus versorgt werden.

So beschreibt H. Virchow (113) für die Selachier, dass die Arteria, die die Chorioidea versorgt, aus der A. ophthalmica magna Johannes Müller's, d. h. weiter aus der A. efferens spiraculi stammt, während die Iris ihre Arterien aus der Ophthalmica minor (Johannes Müller), d. h. aus der Carotis erhält.

Im Bereich der Ophthalmica magna liegt auch das Rete mirabile der Glandula chorioidea bei den Teleostiern.

Wie wenig es funktionell bedeutungsvoll ist, aus welchem Gefäßbezirk irgend ein Gewebe seine Durchspülung erhält, zeigt die Beobachtung, dass bei Carcharias Milberti die Iris nicht nur ihre Arterie erhält, wie bei allen anderen Selachiern, sondern auch die beiden Äste der Arterie der Chorioidea (nasaler und temporaler Ast) in die Iris eintreten, die derart drei Gefäße besitzt (H. Virchow 113).

Interessanter wären Beziehungen zwischen der Intensität der funktionellen Beanspruchung und der reichlicheren oder spärlicheren Gefäßversorgung. Dass dieser Faktor eine Rolle spielt, dafür sprechen Beobachtungen an Selachiern, wonach die dorsalen Teile der Aderhaut viel reichlichere Gefäßgeflechte zu erhalten scheinen als die ventralen (H. Virchow 113), was man in Beziehung zu der vorwiegenden Bedeutung der unteren Hälfte des Gesichtsfeldes (= obere Bulbushälfte) bringen könnte.

Ein näheres Eingehen auf diese sehr wenig untersuchten Verhältnisse giebt vorläufig keine allgemeinen Gesichtspunkte.

Den Abfluss des Chorioidealsystems bilden die Venae vorticosae, die in Zahl und Art des Verlaufens vielerlei kleine Unterschiede zeigen.

Der Venensinus, der an der hinteren Grenze des Ciliarkörpers cirkulär verlaufend oft gefunden wird, ist mehrfach Gegenstand anatomischer Beschreibung gewesen.

Über den Bau der Chorioidea ist vom Standpunkte der physiologischen Anatomie aus sehr wenig zu sagen. Wir kennen Fälle, bei denen die Aderhaut als solche ganz fehlt, etwa nur durch eine Schicht weniger Bindegewebsbündel ohne Blutgefäße angedeutet ist, wie in dem rudimentären Auge von Typhlichthys subterraneus (Kohl 110); in anderen Augen ist sie wenigstens sehr schwach entwickelt, gleichviel ob man die absolute Dicke oder die Dimension im Vergleich zur Retinadicke oder Augengröße misst, und endlich erreicht die Chorioidea bei den Wassersäugetieren ganz extreme Werte in der Dicke.

Die Zunahme der Aderhautdicke bei fortschreitender Anpassung an das Wasserleben kann man sehr deutlich verfolgen, obgleich sich physiologisch kaum sagen lässt, warum sie gerade hier besonders stark entwickelt sein müsste. Während bei der Elefantenrobbe (Macrorhinus) die relative

Aderhautdicke noch hinter jener des Menschen zurückbleibt, ist sie bei Phoca (Seehund) und Odobaenus (Walross) schon 10- bezw. 12 mal dicker wie bei der Elefantenrobbe, und erreicht bei den Walen Delphinapterus und besonders Hyperoodon außerordentliche Dimensionen, so ist sie bei letzterer Form relativ 40 mal dicker wie bei Macrorhinus, ca. 30 mal dicker als beim Menschen.

Ein Teil der Dickenentwicklung der Chorioidea beruht auf der starken Ausbildung des Tapetum lucidum bei den Wassersäugetieren, das zwischen Stratum vasculosum und Choriocapillaris eingeschoben ist und nur von Kapillaren durchsetzt wird. Das Tapetum ist an anderer Stelle schon beschrieben worden, es ist in den Bezirken des bevorzugten Sehens besonders stark ausgebildet und darauf beruht es auch wohl größtenteils, dass die Chorioidea in diesen Bezirken am dicksten ist. An eine direkte Beziehung zu einer etwaigen Steigerung des Blutbedarfs in diesen Bezirken dürfte nicht zu denken sein. Auch das zweite System von Blutgefäßen, das des Glaskörpers und der Retina, bietet wenig funktionell bemerkenswertes, wir wollen nur die wesentlichsten anatomischen Daten kurz mitteilen.

In der Retina selbst fehlen der Mehrzahl der Wirbeltiere Blutgefäße, so den Petromyzonten, Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Vögeln. Ganz vereinzelt kommen beim Aal Retinagefäße vor, die bis zur Zwischenkörnerschicht vordringen (38), unter den Reptilien haben die Schildkröten solche.

Verbreitet treten Retinagefäße bei den Säugetieren auf, doch ist auch hier ihr Vorkommen öfters auf bestimmte Netzhautbezirke beschränkt, so z. B. für Hase und Kaninchen auf den breiten horizontalen Streifen markhaltiger Nervenfasern, der die Retina durchzieht.

Bei Fischen, Amphibien und Vögeln besorgt ein System von Blutgefäßen in der Membrana hyaloidea die Versorgung der Netzhaut, deren enge Beziehung zur Glaskörpervaskularisation darin deutlich hervortritt. Eine specielle Morphologie der Arteria centralis retina und der Glaskörperarteria hat kein weitergehendes Interesse, und darf deshalb im vorliegenden Zusammenhang keinen Raum beanspruchen.

Nur eine Beobachtung, die mit dem Augenspiegel zu machen ist, sei hier erwähnt.

Die Macula lutea des Menschen ist frei von Retinagefäßen, während über die Area centralis, die den gelben Fleck umgiebt, die Retinagefäße hinwegziehen.

Bei den Affen, Catarhinen wie Platyrhinen findet sich ganz ähnlich wie beim Menschen die gefäßfreie Macula, während der Ordnung der Prosimiae, den Halbaffen, die Macula fehlt, und nur eine Area centralis vorhanden ist, über die die Retinagefäße hinwegziehen.

Das Ligamentum pectinatum.

§ 126. Im Anschluss an die Blutgefäßsysteme des Auges soll das System der Lymphbahnen der vorderen Kammer besprochen werden, das unter dem Namen des Ligamentum pectinatum oder Ligamentum annulare (bei Fischen) bekannt ist.

Versucht man die Einzeldaten, die über dieses Gebilde vorliegen (Lauber 185), unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammenzufassen, so hat man funktionell drei Komponenten zu unterscheiden. Die Lymphräume und Lymphbahnen mit ihrem äußerst verschieden entwickelten Volumen, die Endothelien, die der Sekretion des Kammerwassers dienen, und die Bindegewebselemente, die bei zunehmender Komplikation im Bau des Ligamentum pectinatum quantitativ immer mehr in den Vordergrund treten.

Dieser letztere Umstand darf uns nicht irre machen in der Grundannahme, dass der funktionell bedeutsamste Teil die Endothelien sind. Die allgemeine Eigenschaft der Endothelien, Stoffe oder wässrige Lösungen von Stoffen zu secernieren, die je nach dem Ort, nach dem Gewebe oder Organ verschieden sind, tritt hier besonders deutlich hervor.

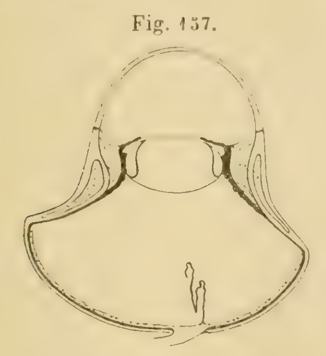
Bei den Teleostiern liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse am klarsten. Bei einer Reihe von Formen (Hippocampus, Dactylopterus, Blennius, Belone) besteht das Ligamentum annulare, das den Winkel zwischen Iris und Cornea ausfüllt, aus einem mehr oder weniger weitmaschigen Netzwerk, das nur aus endothelialen Elementen aufgebaut ist, Bindegewebe ist nicht nachweisbar (Lauber 185).

Bei Cyprinus carpio und Carassius auratus reicht das Ligamentum zwischen Sklera und Chorioidea vom Cornearande aus weit nach hinten, er besteht auch hier vorwiegend aus Endothelzellen, doch finden sich in der Mitte und besonders in der Nähe der Kammer auch spärliche Bindegewebsfasern. Elastisches Gewebe enthält das Ligamentum annulare nicht.

Besonders erwähnenswert wegen seiner eigentümlichen Lagerung ist das Gewebe, das bei Xiphias gladius dem Ligamentum annulare der übrigen Teleostier entspricht. Die Iris steht hier in der Kammerbucht direkt mit der Cornea in Verbindung, ohne dass sich ein Ligamentum annulare dazwischen schiebt. Dafür aber durchzieht ein, im Querschnitt dreieckiger geräumiger Kanal die Iriswurzel und enthält ein feines Maschenwerk, das dem Ligamentum pectinatum an die Seite zu stellen wäre und das von reichlichen Fasern aus dem Irisstroma durchzogen ist. Der Kanal steht nur an einer Stelle mit der vorderen Kammer in offener Kommunikation, nach hinten setzt er sich in einen feinen Spaltraum zwischen Sklera und Chorioidea fort, der in den suprachorioidealen Raum übergeht (Lauber 185).

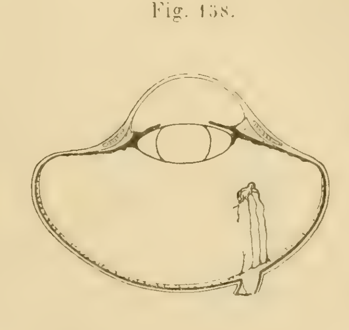
Auch bei den Selachiern überwiegt beim Aufbau des Ligamentum annulare, das weiter keine besonderen Eigentümlichkeiten zeigt, durchaus der endotheliale Anteil.

Fig. 157.



Auge von Bubo spec. Natürliche Größe. Zeigt die tiefe Vorderkammer und das mächtig entwickelte Ligamentum pectinatum.

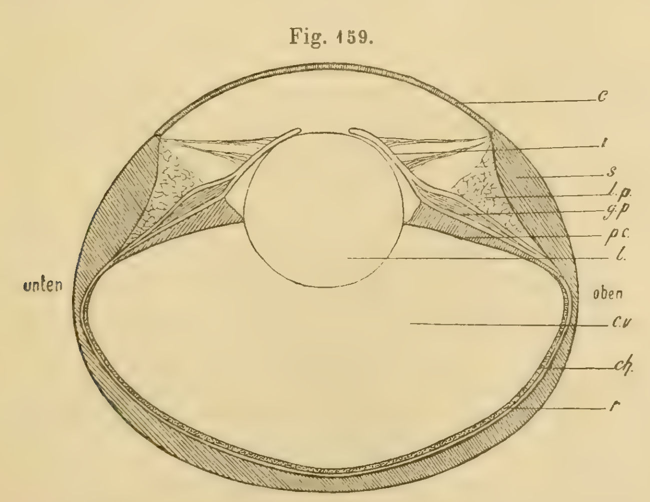
Fig. 158.



Auge von Tinnunculus elegans. Vergr. 2,5 fach. Zeigt den Pecten und das Ligamentum pectinatum.

Bei den Amphibien scheint gleichfalls Bindegewebe in dem wenig entwickelten Ligamentum pectinatum (= annulare) zu fehlen, es setzt sich aus Zellen zusammen, von denen bei Anuren nur der der Iris anliegende Teil pigmentiert ist, bei Urodelen die ganze Zellmasse.

Fig. 159.



Auge von Macrorhinus leoninus (Elefantenrobbe). Natürliche Größe.
c Cornea; *i* Iris; *s* Sklera; *l.p.* Ligamentum pectinatum; *g.p* Grundplatte des Corpus ciliare; *p.c.* Processus ciliaris; *l.* Linse; *c.v.* Glaskörper; *ch* Chorioidea; *r* Retina.

In ziemlich übereinstimmender Weise tritt bei Sauropsiden und Säugetieren mit zunehmender Differenzierung der Gebilde der Kammerbucht das Bindegewebe in den Vordergrund.

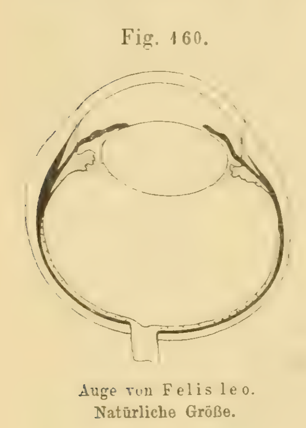
Nicht immer so stark entwickelt, wie z. B. beim Alligator, besteht das Ligamentum pectinatum der Reptilien aus elastischen Fasern, denen Endothelzellen, häufig in spärlicher Zahl (Lacertiden), aufgelagert sind.

Bei den Vögeln schiebt sich das Ligamentum zwischen die beiden Teile des tief gespaltenen Ciliarkörpers, die Pars scleralis (vorwiegend Muskelteil) und die Pars iridica ein und erreicht oft eine bedeutende Ausdehnung, die z. B. sehr gut am Uhuauge Fig. 157 und am Auge des Falken Fig. 158 zu erkennen ist.

Im Säugetierauge sind alle möglichen verschiedenen Zustände der Ausgestaltung zu finden.

Die extremste Entwicklung zeigt wohl die Elefantenrobbe (Macrorhinus leoninus, siehe Fig. 159), bei der die Verbindung des Ciliarkörpers mit der Sklera erst dicht vor der Äquatorialebene eine engere wird, während am Cornealrande das Ligamentum 4 mm breit ist. Die zahlreichen starken Bindegewebszüge, aus denen sich das Ligamentum zusammensetzt, enthalten Blutgefäße. Vergleicht man diesen Zustand mit jenem bei Teleostiern, so ist klar, dass trotzdem bei den Robben äußerlich das Bindegewebe so stark in den Vordergrund tritt, doch auch die Entwicklung des Endothels eine ganz bedeutende sein muss, die vor allem an freier Oberfläche die kompakte Masse des Ligamentum annulare der Fische weit übertreffen dürfte, eine Überlegenheit, die wohl als der Ausdruck einer stärkeren sekretorischen Thätigkeit zu deuten wäre.

Fig. 160.



Auge von Felis leo.
Natürliche Größe.

Den Pinnipediern am nächsten stehen in der Ausbildung des Ligamentum pectinatum die Raubtiere, für die das Löwenauge (Fig. 160) als Beispiel dienen mag, das deutlich erkennen lässt, wie das Gewebe der Kammerbucht allmählich auskeilend tief zwischen die beiden Teile des Ciliarkörpers hineingreift.

Bei den übrigen Säugetieren nähern sich die Verhältnisse mehr denen des Menschen, indem die Spaltung des Ciliarkörpers immer weniger tief wird, was Lauber (185) auf die zunehmende Entwicklung des Ciliarmuskels bezieht, der sich immer mehr nach vorne verschiebt.

7. Die Schutzapparate (Lidapparat und Augendrüsen).

§ 127. Die klare durchsichtige Hornhaut ist ein Gebilde, das, an der Körperoberfläche allen Läsionen ausgesetzt, besonderer Schutzeinrichtungen bedarf.

Die Schädlichkeiten, die hier zu paralysieren sind, sind in erster Linie dadurch gegeben, dass Fremdkörper sich auf der Cornea festsetzen können, wodurch Entzündungen und damit Trübungen entstehen können.

Am weitesten verbreitet zum Schutz gegen derartige Läsionen sind die Lider in ihrer verschiedenartigen Ausbildung. Im Wasser ist die Gefahr derartiger Traumen viel geringer, wie in der Luft, und hier sind es wieder die Wirbeltiere, die besonders gefährdet sind, da bei ihnen die Corneafläche durch ein hochempfindliches Epithel gebildet wird, während die Insekten hier eines besonderen Schutzes nicht bedürfen, da ihre Cornea ein totes Gebilde, eine Chitinplatte ist, der nur an der Innenseite die lebenden Matrixzellen anliegen.

Außer durch Fremdkörper droht der Cornea durch Austrocknen Gefahr, die allerdings nur bei Tieren besteht, die in Luft leben. Für eine ständige Befeuchtung sorgen die Sekrete der Augendrüsen oder der Schleim der Conjunctiva, die durch den Lidschlag dauernd gleichmäßig über das Hornhautepithel verteilt und erneuert werden.

Unter bestimmten Bedingungen, z. B. bei Wassersäugetieren, kann auch die chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums als chemische Schädigung wirken, gegen die besondere schützende Sekrete nötig sind (s. unten).

Die Ausbildung des Lidapparates ist bei der Mehrzahl der Fische eine sehr geringe, sie beschränkt sich auf das Vorkommen flacher Hautfalten in der Umgebung des Auges, die allerdings teilweise weit über den Bulbus hinübergezogen werden können.

Bei Mugil brasiliensis ist temporal eine starke Lidfalte vorhanden, bei Clupea harengus nasal und temporal je eine.

Am stärksten entwickelt sind schützende Lidfalten bei Fischen, die zeitweise das Wasser verlassen, bei denen also die Gefahr der Läsion und des Austrocknens der Cornea besonders groß ist. So hat z. B. Boleophthalmus pectinirostris ein stark entwickeltes Oberlid, dessen Haut sich nicht von der der Umgebung unterscheidet, und ein Unterlid, das aus einer dünnen durchscheinenden Falte besteht. Ob letztere wie bei den Amphibien über den Bulbus gezogen werden kann, ist unbekannt, aber wahrscheinlich. Bei Periophthalmus schlosseri besteht ein gut ausgebildetes unteres Lid, und ähnlich liegen die Verhältnisse bei Anabas scadens.

Bei den Amphibien ist die untere Lidfalte als dünne durchscheinende Membran ausgebildet, die (funktionell einer Nickhaut gleichwertig) auf jeden Reiz hin über den Bulbus gezogen wird.

In ganz primitiver Form wird ein Schutz der Cornea gegen Läsionen bei den Amphibienlarven erreicht, bei denen einige Tage, nachdem sie ins Wasser ausgeschlüpft sind, die Cornea sich mit Flimmerepithel bedeckt, das

ihr vorher fehlte. Offenbar wird dadurch ein Flüssigkeitsstrom erzeugt, der zunächst die Funktion der Lider (bezw. der Nickhaut) übernimmt (Fischel).

In der Entwicklung der Nickhaut, die in temporo-nasaler Richtung sich über den Bulbus ziehen lässt, haben wir ein für die Sauropsiden sehr charakteristisches Gebilde.

Wie bei vielen Säugetieren der Lidschlag zu einer reflektorischen, rhythmisch erfolgenden Bewegung geworden ist, so bei vielen Sauropsiden der Nickhautschlag. Bei Reptilien (z. B. dem Krokodil) noch unregelmäßig, ist er bei den Vögeln durchaus dem Lidschlag des Menschen äquivalent.

Bei den Säugetieren haben wir zwei Typen des regelmäßigen Schutzes der Cornea. Einerseits den Lidschlag, andererseits das Spiel der Palpebra tertia, die wie die Nickhaut eine durchscheinende Haut ist, häufig von einer Knorpelspange gestützt, und z. B. bei Arthodactylen und Perissodactylen in ausgedehntem Maße den Hornhautschutz übernommen hat.

Ein Eingehen auf die anatomischen Einzelheiten dieser Gebilde ergiebt kein nennenswertes Resultat für eine vergleichende Betrachtung und sei daher vermieden.

Das Verhältnis der Lidspaltengröße zum Durchmesser der Cornea, das zwar wohl durch höhere oder geringe Anforderungen des Schutzes mit bestimmt, aber wesentlich für die Erweiterung des Gesichtsfeldes durch Augenbewegungen von funktioneller Bedeutung ist, soll bei der Lehre vom optischen Raum besprochen werden (s. unten).

§ 128. Die Augendrüsen, deren Sekret den Conjunctivalsack schlüpfrig und die Corneaoberfläche glatt erhält, sind in den primitiven Fällen noch nicht von den Drüsen der umgebenden Haut unterschieden, z. B. bei den Fischen.

Bei Amphibien haben wir in der sogenannten Nickhautdrüse (Frosch) eine eigene Anhäufung von Drüsengewebe, die den stärkeren Anforderungen des Conjunctivalsackes in bezug auf Sekret Rechnung trägt.

Am vielgestaltigsten ist die Ausbildung der Augendrüsen bei den Säugetieren. Als Grundlage der Entwicklung dürfen wir wohl ein subconjunctivales Drüsenstratum annehmen, in dem keine Differenzierung einzelner anatomisch abgrenzbarer Drüsen besteht, ein Zustand, wie er annäherungsweise bei den Walen vorkommt.

Ein nirgends fehlendes Gebilde ist bei Säugetieren die Thränendrüse, an der temporalen Seite des Bulbus gelegen, während eine besondere Drüse an der nasalen Seite, die Harder'sche Drüse, nur beschränktere Verbreitung hat.

Endlich kommt noch eine Nickhautdrüse vor (z. B. besonders gut beim Schwein entwickelt) und eine Infraorbitaldrüse (z. B. beim Kaninchen). Da weder die vergleichend anatomischen Grundlagen sicher sind, noch etwas

funktionelles über die verschiedenen Drüsen bekannt ist, erübrigt sich ein näheres Eingehen.

Das Sekret der Thränendrüse ist wässrig, das der Harder'schen Drüse fettig. Bei den Wassersäugetieren erfährt die Thränendrüse entweder eine starke Reduktion, während die Harder'sche Drüse sich mächtig entwickelt, wie bei den Pinnipediern, oder es verwischen sich die Unterschiede der Thränen- und Harder'schen Drüse funktionell völlig, indem beide ein fettiges Sekret liefern, und außerdem sich kaum als etwas besonderes aus dem mächtig entwickelten subconjunctivalen Drüsenstratum herausheben. Bei der geringen Mischbarkeit eines fettigen Sekretes mit dem Wasser bietet ein solches Schutz gegen die Einwirkung der 3—4 prozentigen Salzlösung des Meerwassers, die für Fische unschädlich, für Säugetiergewebe osmotisch (und chemisch? nicht indifferent ist. Wird, wie bei Wassertieren, das Sekret der Augendrüsen durch das umgehende Medium fortgespült, so bedarf es keiner besonderen Abfuhrwege der Thränen, die dementsprechend nicht nur den Fischen, sondern auch den Wassersäugetieren fehlen.

Zu einer Darstellung der recht verschiedenartigen Entwicklung der Thränenwege, besonders bei Säugetieren, liegt kein genügendes Material vor.

Von beschränkter Bedeutung als Schutzmittel gegen mechanische Schädigungen sind noch die Cilien der Säugetiere zu erwähnen. Ihre Ausbildung, bei der vielfach eine Beziehung zur Lebensweise nicht zu verkennen ist, variiert außerordentlich.

Ein Analogon bietet bei den Vögeln die Entwicklung borstenartiger Federn am oberen und unteren Lidrande, wie sie z. B. beim Hornraben (Tinctoceros caffer) sehr auffallend ist.

II. Die Lichtsinnorgane als Einheiten.

Das Auge als Ganzes.

§ 129. Die vorangehenden Kapitel haben alle die einzelnen Gewebe und Apparate behandelt, die in verschiedenartiger Kombination ein Auge zusammensetzen.

Stets wurden die Gesichtspunkte erörtert, die für die Gestaltung jedes einzelnen Apparates maßgebend waren, und zwar wurden sie im wesentlichen so erörtert, als ob die funktionelle Tüchtigkeit des ganzen Auges in bestimmter Richtung stets von einer ganz bestimmten Gestaltung des einen, gerade behandelten Apparates abhänge, ohne Rücksicht auf die Gestaltung der übrigen Teile des Auges.

Eine solche Betrachtung ist gerechtfertigt, solange man zu jedem Satze: »ein Auge ist in dieser oder jener Richtung um so funktionstüchtiger, je u. s. w.«, den Zusatz macht: »bei Konstanz aller übrigen Eigenschaften«,

diese Fiktion liegt den vorstehenden theoretischen Erörterungen stets zu Grunde.

Nun kommt aber diese Konstanz aller übrigen Eigenschaften bei Variieren einer einzelnen in der Natur nicht vor, sondern alle die vielen Apparate, Gewebe, Zellen, die ein Auge aufbauen, kombinieren sich in der verschiedensten Ausbildung, variieren in den verschiedensten Richtungen. Ein Auge als Ganzes, wie es thatsächlich zur Beobachtung kommt, ist ein höchst verwickelter Komplex von Apparaten, die auf den verschiedensten Graden der Ausbildung stehen.

Um in diese kaum übersehbare Mannigfaltigkeit der Einzelgestaltungen Ordnung zu bringen, gruppieren wir die Erscheinungen nach dem leitenden Gesichtspunkte des typischen.

Der Typus ist eine Fiktion, die zum Zweck der Vereinfachung der empirisch gegebenen Mannigfaltigkeit notwendig ist.

Typen giebt es nirgends in der Wirklichkeit, die empirischen Objekte haben eine mehr oder minder große Ähnlichkeit mit dem Abstraktionsgebilde des Typus.

Man kann einen Typus auf verschiedene Art konstruieren: als Grenzwert und als Mittelwert; welche der beiden Möglichkeiten zweckmäßig ist, muss in jedem Falle entschieden werden.

Bei der Gruppierung der Lichtsinnorgane zu Typen können die leitenden Prinzipien sehr verschiedener Art sein.

Man kann zunächst von der Genese und speciellen Gestaltung der Organismen ganz absehen und rein vom Standpunkte der funktionellen Betrachtung das typische der einzelnen Lichtsinnorgane hervorheben, so gelangt man zu den physiologischen Augentypen.

Weiter kann die Form der Sehorgane als Ausgangspunkt einer Gruppierung zu Typen benutzt werden und man erhält die morphologischen Augentypen. Endlich ist der systematisch-phylogenetische Gesichtspunkt geeignet, eine weitere Typisierung zu ermöglichen, die Frage nach den charakteristischen Merkmalen des Fischauges, Vogelauges u. s. w. führt zur Aufstellung der systematischen Augentypen.

Diese drei möglichen Betrachtungen sollen im folgenden durchgeführt werden.

1. Die physiologischen Augentypen.

§ 130. Für die Gruppierung der Sehorgane nach funktionellen Gesichtspunkten sind wesentlich drei Momente maßgebend:

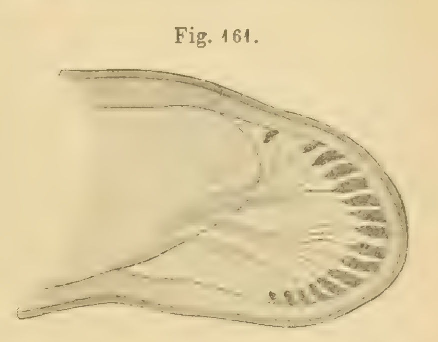
1. Die Art und Weise, wie die Lichtmengen der Außenwelt physikalisch geordnet werden.

2 Die Art der physiologischen Verarbeitung der Lichteindrücke, die in bestimmt geordneter Weise die Lichtsinnzellen treffen.

Von weniger durchgreifender Bedeutung für den Typus, aber auch sehr beachtenswert sind:

3. Die Bedingungen, unter denen das Sehorgan funktionieren soll, ob bei starker oder schwacher Beleuchtung. Die beiden Bezeichnungen »stark« und »schwach« sind natürlich relativ in bezug auf die Erregbarkeit der Sehelemente zu verstehen: Schwach ist eine Beleuchtung, die unterhalb des Optimums der Reizstärke (s. o.) gelegen ist, stark eine solche, die oberhalb desselben liegt.

Fig. 161.

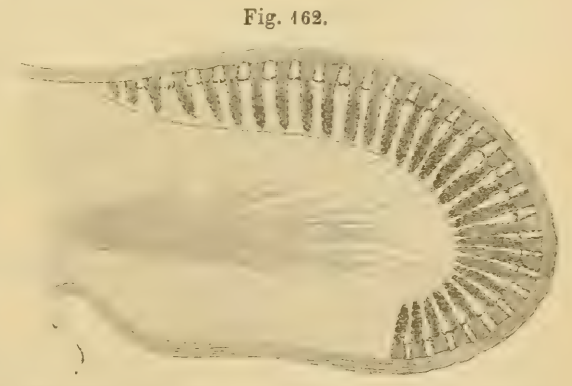


Schnitt durch das Auge von Cyclodorippe uncifera (Tiefseekrabbe) aus 700 m Tiefe. Nach Doflein.

In einer großen Menge von Lichtsinnorganen erfolgt eine physikalische Ordnung der Lichtmengen, die die Umwelt ausstrahlt, überhaupt nicht, es entsteht nichts, was im physikalischen Sinne ein »Bild« genannt werden könnte.

Die Lichtsinnzellen, durch die die physiologische Verarbeitung der allseitig zufließenden Lichteindrücke erfolgt, liegen entweder einzeln oder zu wenigen vereinigt über die Körperoberfläche verteilt, oder zu Sinnesorganen in größerer Zahl angehäuft.

Fig. 162.



Schnitt durch das Auge von Cyclodorippe uncifera aus 50 m Tiefe. Nach Doflein.

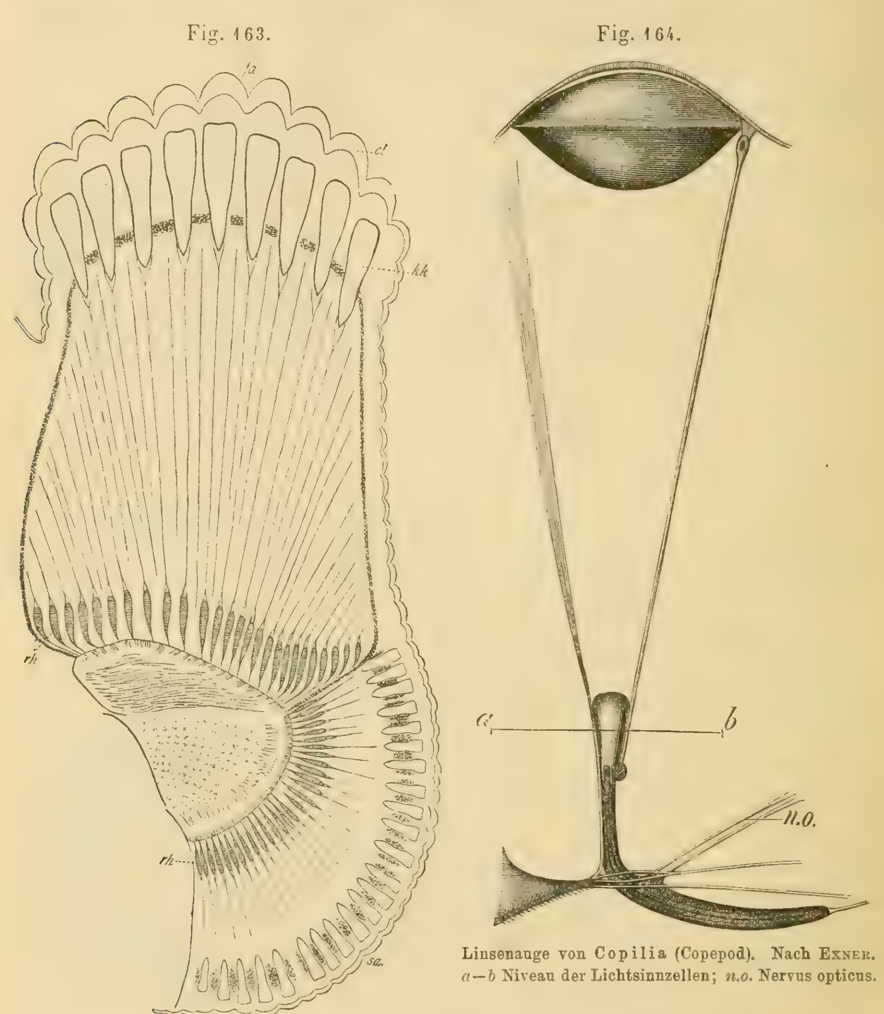
In dem ersteren dieser Fälle haben wir den primitivsten Typus eines Lichtsinnorganes bei Metazoën überhaupt. Schon hier können wir zwei Modifikationen unterscheiden: die Organe mit und ohne Pigmentabblendung.

Der Mangel der Pigmentabblendung ist selten, als Beispiel kann Lumbricus dienen, in dem wir dann den »Dunkeltyp« zu sehen haben, während die Mehrzahl der einzelligen »Pigmentbecherocellen«, die hierher gehören, als »Helltypen« anzusprechen sind, z. B. die Lichtsinnorgane von Amphioxus lanceolatus, Planaria torva, Placocephalus kewensis, Tristomum papillosum, Polyophthalmus pictus u. s. w.

Die Lichtsinnorgane ohne physikalisches Bild der Außenwelt, die aus

einer größeren Anzahl von Lichtsinnzellen bestehen, deren ca. 30 bis 200 und mehr zusammenliegen, haben stets Abblendungseinrichtungen durch Pigmentbecher. Ohne irgend welche dioptrischen Apparate kommt es da-

Fig. 163. Fig. 164.



Facettenaugen von Stylocheiron mastigophorum (Tiefseeschizopode). Nach CHUN aus HESSE. *fa* Frontauge; *sa* Seitenauge; *cl* Cornealinse; *kk* Krystallkegel; *rh* Rhabdom.

Linsenauge von Copilia (Copepod). Nach EXNER. *a—b* Niveau der Lichtsinnzellen; *n.o.* Nervus opticus.

durch zu stande, dass die verschiedenen Lichtsinnzellen eines derartigen Organs gleichzeitig verschieden stark von allem Licht getroffen werden, das nicht genau in der Achse des Pigmentbechers einfällt. Wir haben bei Dendrocoelum, Ranzania, Hirudo und vielen anderen Würmern und auch Mollusken (»Napfaugen«) derartige einfache Typen von Lichtsinnorganen, in denen zuerst der Zustand realisiert ist, dass die

Lichtsinnzellen eines einzelnen Organs sich gleichzeitig in verschiedenem Erregungszustande befinden, was ja (s. o.) die Bedingung dafür ist, dass ein »Bild« »gesehen« wird, auch wenn physikalisch betrachtet keins da ist.

Es stellen diese Sehorgane die unmittelbare Vorstufe der primitivsten Formen dar, die auch physikalisch betrachtet, ein »Bild« der Außenwelt besitzen, ja der Übergang ist ein vollkommen kontinuierlicher, es ist willkürlich, wo man die Grenze beider Typen ansetzen soll.

Es handelt sich um die Sehorgane, bei denen das Bild nach dem Prinzip der Lochcamera entsteht, wie früher erörtert wurde. Ein Pigmentbecherocell von Hirudo kann man, in Anbetracht der absolut sehr geringen Größen der vorderen Öffnung, auch als eine Lochcamera ansprechen, wenn auch nicht mit so zwingender Überzeugungskraft wie die Sehorgane von Phyllodoce laminosa.

§ 131. Die größte Verbreitung haben die Sehorgane, bei denen unter Zuhilfenahme dioptrischer Apparate Bilder zu stande kommen.

Es besteht hier ein großer Unterschied in der Art, wie die Bilder entworfen werden, ein Unterschied, der der absoluten Größenentwicklung der Organismen parallel geht. Bei kleinen Sehorganen sind die entstehenden Bilder im wesentlichen Beugungsbilder. Selbst wenn ihre dioptrischen Apparate frei von sphärischer und chromatischer Aberration, auch frei von Astigmatismus wären, so würde doch kein scharfes Bild zu stande kommen, da unterhalb einer gewissen absoluten Größe der optische Fehler, den die Beugung bewirkt, so erheblich wird; dass alle Fehler in der Dioptrik der lichtbrechenden Medien dagegen klein werden (s. o.).

Der Typus der Sehorgane mit Beugungsbildern wird durch die Komplexaugen der Arthropoden (Crustacea, Insekten, Myriapoda) dargestellt, kommt aber auch in den Komplexaugen der Kiemen von Branchiomma und bei Arca noae vor. Zur eingehenderen Klassifizierung dieser Sehorgane kann man nicht die Art der Verarbeitung in den rezipierenden Elementen verwenden, da hier, so weit wir wissen, eine außerordentliche Gleichförmigkeit herrscht.

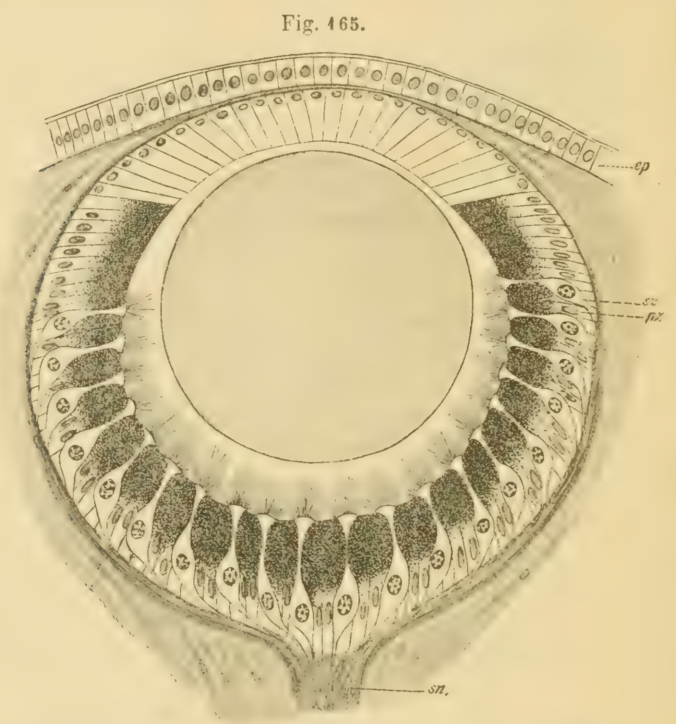
Die typischen Unterschiede der Komplexaugen liegen vielmehr in der Feinheit und Lichtstärke des Bildes.

Für die Feinheit des Bildes haben wir ein Maß in der Winkelgröße der einzelnen Omma. Es liegen nicht genügend zahlreiche Daten über diesen Wert vor, um eine Klassifikation darauf bauen zu können, doch zeigen die folgenden Zahlen, wie erhebliche Unterschiede hier vorkommen.

Die Zahlen stammen zum größten Teil von Hesse (230), der die Winkelgröße von je 10 Einzelommen zusammen gemessen hat. Die im folgenden angegebene Winkelgröße giebt einfach den zehnten Teil von Hesse's Werten, was natürlich nicht ganz korrekt ist, sich aber für die Vergleichung empfiehlt.

Es ist eine fast durchgängige Erscheinung, dass die Feinheit des Ommenmosaiks in verschiedenen Teilen des Komplexauges recht verschieden ist, was funktionell dieselbe Bedeutung hat, wie der verschieden feine Bau der Retina der Wirbeltiere im (physiologischen) Centrum und in der Peripherie.

Fig. 165.



Linsenocell von Helix pomatia. Etwas schematisch nach Hesse.
ep Epithel; *sz* Sehzelle mit Stiftchensaum; *pz* Pigmentzelle; *sn* Sehnerv.

Winkelgröße eines Einzelomma in Bogengraden.

Ectobia lapponica	5,8—9,8°	Heptagenia spec.	2,65—3,8°
Forficula auricularia	6,7—8,1°	Musca spec.	2,24°
Aphis ulmariae	6,35—7,7°	Oestrus spec.	1,7°
Machilis spec.	7,3°	Acridium egyptium	1,7—2,7°
Formica pratensis:		Zygaena spec.	1,7—2,25
Männchen	4,1°	Mantis religiosa	1,4—4,4°
Weibchen	4,9°	Cossus ligniperda	1,3°
Arbeiterin	5,8°	Dytiscus marginalis	1,0—2,5°
Chrysopa perla	3,8—4,9°	Aeschna spec.	0,6—1,8°
Perla spec.	3,5—5,0°	Mordella spec.	0,8°
Aphrophora spumaria	3,0—3,75°	Sphinx convolvuli	0,6—0,8°

Die Feinheit der Bilder variiert in dieser Zusammenstellung schon zwischen 0,6 und 9,8°, d. h. um das 16,3fache in linearer Dimension, in der Fläche um das 266fache, und hiermit dürften die Extreme noch durchaus nicht erreicht sein.

§ 132. Die Lichtstärke der Bilder hängt von drei Faktoren ab. Zunächst, ebenso wie die Feinheit des Bildes, von der Winkelgröße der einzelnen Augenkeile, denn je größer der Augenkeil, desto größer, ceteris paribus, die Lichtmenge, die er erhält.

Ferner hängt die Lichtmenge von der Länge der Einzelaugen ab. Dies ist ein bedeutender Unterschied gegenüber allen Linsenaugen (s. u.), bei denen umgekehrt das Bild um so lichtschwächer ist, je länger die Brennweite. Bei Komplexaugen wird eine um so größere Menge von dem Licht, das ein Gegenstand aussendet, für das Sehen ausgenutzt, je größer der Radius der Kugel ist, auf deren Oberfläche die Corneafacetten angeordnet sind. Die größere Länge hat hier dieselbe Bedeutung, wie beim Linsenauge die größere Apertur (s. u.). Da die Flächen der Facetten sich wie die Quadrate der Radien verhalten, wächst mit zunehmender Länge die Helligkeit eines Bildes rasch.

Endlich hängt die Lichtstärke des Gesamtbildes in einem Komplexauge davon ab, ob es ein Appositionsbild oder Superpositionsbild hat (s. o.), indem das Superpositionsbild zwar physikalisch betrachtet weniger scharf, aber lichtstärker ist. Bei Superpositionsbildern ist stets das Auge relativ lang, da zwischen dem Ende des Krystallkegels und der Retinula ein Abstand bestehen muss, in welchem das Superpositionsbild entsteht.

Wir haben also im wesentlichen vier Typen der Komplexaugen:

I. Komplexaugen mit feinem Bilde:

1. mit langen Einzelommen,
2. mit kurzen Einzelommen.

II. Komplexaugen mit groben Bildern:

3. mit langen Einzelommen,
4. mit kurzen Einzelommen.

Nur um zu zeigen, dass wirklich alle Kombinationen vorkommen, seien einige Beispiele angeführt.

Bei großer Zahl der Einzelaugen, also feinem Bilde besitzen viele Schmetterlinge sehr lange Augenkeile, z. B. Plusia gamma oder Macroglossa stellatarum, die also den Typus 1 repräsentieren.

Auf der Reihe, die unter Verkürzung der Augenkeile bei feinem Bilde zu dem Typus 2 hinüberführt, steht die große Masse der Komplexaugen aller der Arthropoden, die bei guter Beleuchtung ihre Augen benutzten.

Typus 3, grobe und lange Augenkeile, finden sich besonders bei Dunkelformen, z. B. den Euphausiden, wie Stylocheiron nach CHUN (s. Fig. 163).

Endlich können wir als Vertreter des Typus 4 mit seinen groben aber kurzen Keilen nach DOFLEIN's (195a) Beschreibung einige Tiefseebrachiuren rechnen (s. Fig. 161 u. 162).

§ 133. Treten schon bei den Arthropodenaugen eine Reihe variabler Größen auf, durch deren verschiedenartige Kombination sich eine Reihe von Typen charakterisieren lässt, so nimmt bei der höchsten Klasse der Augen, den Linsenaugen, die Komplikation noch ganz gewaltig zu.

Die Linsenaugen sind fast durchgängig größer als die Komplexaugen. Kleine Linsenaugen, wie sie in den Stemmata der Insekten und im Spinnenauge vorkommen, stellen sehr minderwertige Sehwerkzeuge dar.

Ihre gewaltige Ausbildung haben die Linsenaugen im Stamme der Vertebraten und bei den Cephalopoden, außerdem kommen hier die Augen der Heteropoden, der Alciopiden, die Stemmata der Insekten in Betracht, und einzelne Linsenaugen, die zerstreut in verschiedenen systematischen Gruppen zu finden sind, so das Auge von Copilia (s. Fig. 164) und Corycaeus (Copepoden), die Augen von Agrion und Aeschna (Libellen), das Auge von Pecten (Acephalen), von Helix (s. Fig. 165).

Für ein Linsenauge bestehen eine ganze Reihe von Merkmalen, deren Ausbildung typisch ist, entsprechend der Kompliziertheit des Zusammenwirkens eines bildentwerfenden Apparates mit feiner Verarbeitung der Eindrücke durch verwickelte nervöse Apparate.

Wir werden zur Klassifikation der Linsenaugen verwenden können:

1. die Eigenschaften des dioptrischen Apparates,
2. die Eigenschaften des rezipierenden Apparates,
3. die Art der centralen Verarbeitung des rezipierten Reizes, und
4. die Einrichtungen zum Funktionieren bei verschieden starker Beleuchtung.

Will man nach diesen allgemeinen Gesichtspunkten eine physiologische Systematik der Augen durchführen, so muss jedes der genannten Momente noch etwas näher analysiert werden.

Zunächst die Eigenschaften des optischen Apparates.

Ein optischer Apparat kann sehr vollkommen gebaut sein, er kann stigmatisch wirken, d. h. jeden Punkt des abgebildeten Objekts als einen Punkt des Bildes darstellen, oder er kann in verschiedenen Abstufungen die Eigenschaft des Astigmatismus besitzen, eines regelmäßigen oder eines unregelmäßigen Astigmatismus.

In beiden Fällen, bei stigmatischem oder astigmatischem Bilde, kann die lineare Größe desselben im Verhältnis zu dem dargestellten Objekt groß oder klein sein. Wir haben einen Maßstab dafür in der Länge der Brenn-

weite des optischen Systems, denn bei geringer Brennweite erhalten wir kleine Bilder, bei großer Brennweite große Bilder von Objekten natürlich, die weiter als die Brennweite vom Auge entfernt sind).

Für die Helligkeit des Netzhautbildes kommt, wie oben erörtert, die Apertur in Betracht, deren Größe als weiteres typisches Moment für die funktionelle Gestaltung in Betracht zu ziehen ist.

Ferner kommt die Größe des Gesichtsfeldes in Betracht. Bei sonst gleichem optischem Bau kann das eine Auge um wenige Winkelgrade der Umgebung zum Bilde auf der Retina vereinigen, das andere fast den Umfang eines gestreckten Winkels. So haben wir wieder ein Paar von Extremen.

Bei den Eigenschaften des rezipierenden Apparates, des Sinnesepithels kommt es wesentlich darauf an, wie groß die Menge der einzelnen Elemente ist, die auf der Flächeneinheit der Retina stehen. Bei den einen stehen die feinen Außenglieder dicht gedrängt, wie die Steinchen in einer byzantinischen Musivarbeit, bei anderen sind zwischen den groben Elementen noch gar Zwischenräume, wie in einem Mosaikfußboden, dessen Platten nicht mehr zusammenhalten.

Reich sind wieder die Möglichkeiten typischer Verschiedenheiten in bezug auf den nervösen Anteil des Sehorgans. Wir haben hier zunächst die Art der Reizverarbeitung in den Ganglienzelllagen der Retina (Retina ohne Sinnesepithel) zu berücksichtigen.

Die Leitungen können Querleitungen oder Horizontalleitungen sein. Da wir, wie oben gezeigt wurde, zwei ganz verschiedene Systeme von Horizontalverbindungen haben, so würden zwei Gegensatzpaare möglich sein: gering und stark entwickelte Amakrinen, und gering und stark entwickelte Horizontalzellen.

In der Art der Querleitung sind zwei extreme Möglichkeiten gegeben, sie können entweder isoliert die Retina durchsetzen, wie in der menschlichen Fovea, wo auf einen Zapfen auch eine Nervenfaser entfällt, oder konzentriert, d. h. in der Art, dass viele Endelemente durch zwischengeschobene Ganglienschichten auf eine Nervenfaser vereinigt werden. Beim Döglin (Hyperoodon rostratus) kommt z. B. erst auf 7200 Stäbchen eine Nervenfaser. Das wären also wieder zwei Extreme, zwischen denen alle möglichen Übergänge realisiert sind.

Die Gegenüberstellung von Augen, bei denen zwischen Sinnesepithel und Ganglion nervi optici nur ein Neuron oder deren mehrere eingeschaltet sind, würde eine weitere Einleitung ermöglichen.

Endlich müsste eine vollständige physiologische Systematik auch die Art der nervösen Verknüpfungen im Centralorgan berücksichtigen.

Auch hier wären ja wohl die beiden Gesichtspunkte maßgebend: Associative Verbindungen im gleichen Niveau und Weiterleitung nach kor-

tikalen Centren. In beiden Beziehungen würden mindestens je zwei Extreme unterschieden werden können.

Es wären bei einer derartig durchgeführten Systematik der Augentypen 11 Parameter an jedem Auge in bezug auf die funktionelle Gestaltung zu berücksichtigen, und wenn man die höheren Centren fortlässt, doch noch 9 Parameter.

1. Astigmatisch — anastigmatisch
2. großes Bild — kleines Bild
3. weites Blickfeld — enges Blickfeld
4. große Apertur — kleine Apertur
5. feines Sinnesepithel — grobes Sinnesepithel
6. viele Amakrinen — wenig Amakrinen
7. viele Horizontalzellen — wenige Horizontalzellen
8. isolierte Querleitung — konzentrierte Querleitung
9. Ein Zwischenneuron — mehrere Zwischenneurone.

Als zehnter Parameter muss endlich noch eingeführt werden: Die Beleuchtung, bei der ein Auge zu arbeiten im stande ist.

Es ist dies nicht einfach eine Funktion der Höhe der Erregbarkeit der Netzhautelemente, sondern außerdem eine komplexe Funktion der verschiedensten Einrichtungen, die den Zweck verfolgen, eine optimale Ausnützung des gegebenen Lichtquantums durchzuführen. Unter diesem Gesichtspunkte kann man Hell- und Dunkelaugen unterscheiden.

Es wurde schon mehrfach betont, dass die einzelnen Faktoren ihr Maximum und ihr Minimum haben, d. h. zwei extreme Werte erreichen können, in der die Bedeutung dieser Faktoren in positivem oder negativem Sinne am stärksten zum Ausdruck gelangt. Wenn eine Eigenschaft besonders stark hervortritt, so nennen wir sie typisch und so sind wir berechtigt, die Maxima und Minima der aufgezählten Faktoren als die Typen hinzustellen, die einem Auge den Charakter aufprägen würden, wenn sie ausschließlich in extremer Weise entwickelt wären.

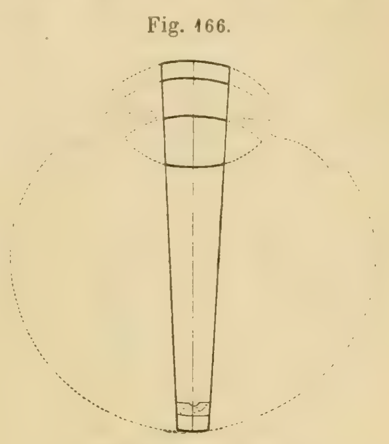
Wir gelangen auf diese Weise zu einer ganz bestimmten Maximalzahl der überhaupt auf Grund der heutigen Kenntnisse denkmöglichen physiologischen Augentypen: Wir hatten 10 Parameter, jeder ist in jedem Auge erkennbar und nähert sich dann entweder mehr dem Maximum oder dem Minimum, d. h. einem der beiden Typen. Wären also alle Kombinationen der verschiedenen Grade der einzelnen typischen Eigenschaften möglich, so wäre ihre Zahl: $2^{10} = 1024$.

Diese Typenzahl könnte nie überschritten werden, so viele Augen man auch untersuchen würde, es sei denn, dass ein neuer funktioneller Gesichtspunkt eingeführt würde, der dann wieder an jedem Auge geprüft werden müsste, und der, wie aus den bisherigen Auseinandersetzungen klar ist, die Zahl der möglichen Typen wiederum verdoppeln würde.

Zurzeit reichen aber unsere empirischen Kenntnisse über vergleichende Anatomie und Physiologie des Auges nicht so weit, dass wir dies ganze Schema ausfüllen könnten.

Für die Verarbeitung der Erregungen im Centralnervensystem ist noch keine Klassifizierung möglich, auch für die Horizontalleitungen der Retina fehlen uns nicht nur die nötigen vergleichend anatomischen, sondern vor allem die physiologischen Kenntnisse, die für eine funktionelle Klassifizierung notwendige Bedingungen sind.

Fig. 166.

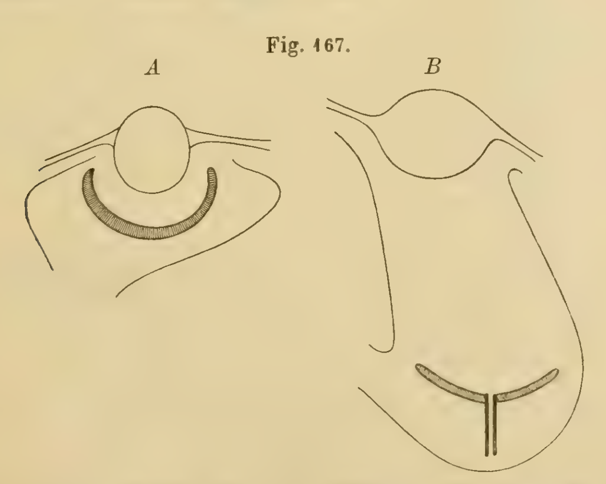


Menschliches Auge.
Das »Area-Auge« ist in starken Konturen eingezeichnet.

Nur in betreff der Querleitungen kann man einen Wert einführen, der als Indikator des Grades der Sammelleitung dienen kann: das Verhältnis der Zahl der Netzhautstäbchen zu jenen der Opticusfasern.

Bei den Daten betreffend den optischen Apparat ist eine quantitative Bestimmung der Größe des Astigmatismus noch nicht vergleichend vorgenommen und auch mit großen Schwierigkeiten verbunden, so dass auch dieser Gesichtspunkt zurzeit nicht zur Klassifikation verwendet werden kann.

Fig. 167.



Acilius sulcatus. *A* Bauchauge der Larve; *B* Stirnauge. Schematisiert nach GRENACHER.

Wir behalten also statt der theoretisch entwickelten 10 Parameter nur deren 5, die soweit einer genaueren Erforschung schon jetzt zugänglich sind, dass sie bei einer umfassenden Gruppierung Verwendung finden können.

Damit sinkt die Zahl der Typen, die durch die verwendeten Merkmale gegeneinander abgegrenzt werden können, von 1024 auf 32.

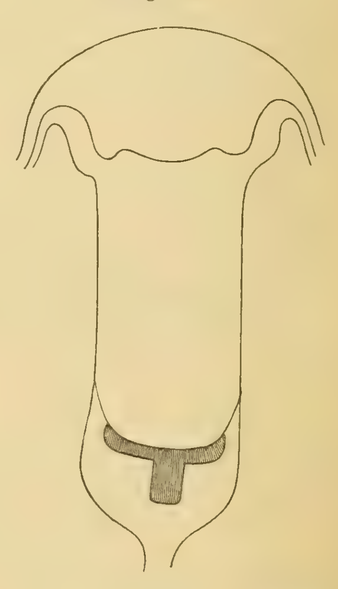
Jeder Typus dieser 32 Gruppen kann also möglicherweise weitere Typen enthalten, die einmal von einer späteren Analyse auseinandergewirkt werden können, wenn die Fragestellung in der Organologie des Auges sich derart specialisiert und vertieft haben wird, dass die »Typen«, die wir heute aufstellten, nicht mehr als einheitliche Gruppen erscheinen können, sondern als Konglomerate verschiedenartiger Gebilde.

§ 134. Klassifizieren wir also die Augen, so können wir sie, nach dem vorher gesagten, einteilen in

Fig. 168.

Auge von Epeira (Kreuzspinne). Schematisiert nach GRENACHER.

Fig. 169.



Dorsalauge von Salticus (Springspinne). Schematisiert nach GRENACHER.

1. Langaugen und
2. Kurzaugen.

Jede dieser beiden Gruppen kann enthalten

3. Weitwinkelaugen.
4. Engwinkelaugen.

Dadurch bekommen wir 4 Gruppen. Jede dieser Gruppen kann enthalten

5. Musivaugen und
6. Mosaikaugen,

d. h. also Augen mit feinen dichtstehenden oder mit groben weitstehenden Netzhautelementen.

Von den so entstandenen 8 Gruppen hat ein Teil

7. isolierte Leitung, ein Teil
8. konzentrierte Leitung in der Retina,

und jeder der 16 Typen, die man derart erhält, kann entweder gearbeitet sein als

9. Hellauge oder
10. Dunkelauge,

d. h. es können Einrichtungen vorhanden sein, die darauf abzielen, das Licht bis zu einem gewissen Grade abzublenden oder solche, die das Licht optimal ausnutzen sollen. So gelangen wir zu 32 Augentypen.

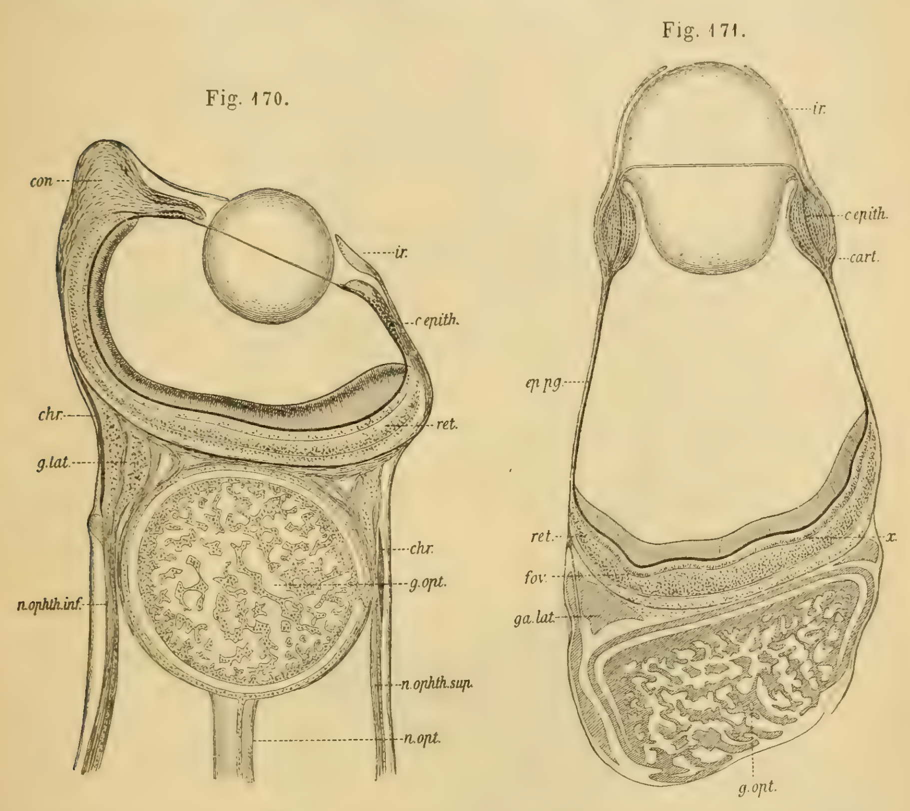


Fig. 170.

Stielauge einer neuen Cranchiadengattung (Cephalopoden). Medianer Längsschnitt. Nach Chun (189). *con.* Ventraler Kegel des Bulbus; *chr.* Chromatophore; *g.lat.* seitliches Ganglion; *n.ophth.inf.* Nervus ophthalmicus inferior; *ir.* Iris; *c.epith.* Epithelkörper der Linse; *ret.* Retina; *g.opt.* Ganglion opticum; *n.ophth.sup.* Nervus ophthalmicus superior; *n.opt.* Nervus opticus.

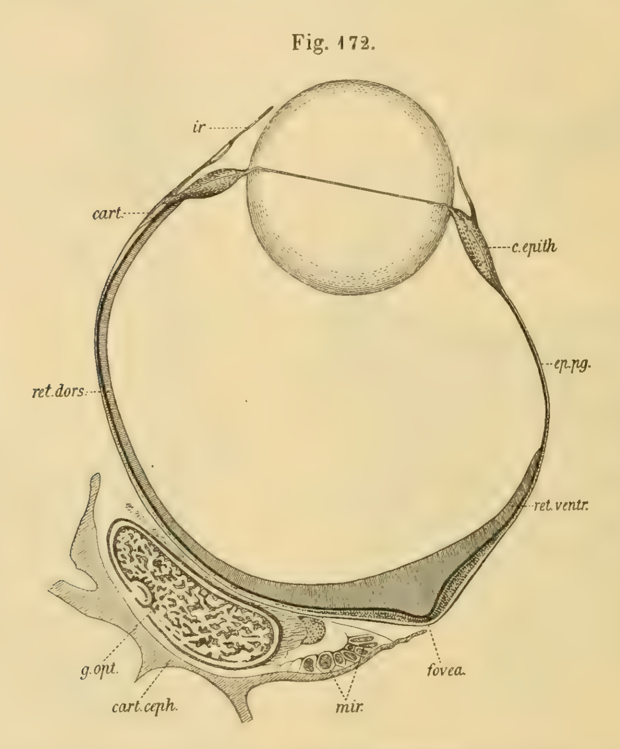
Fig. 171.

Auge von Amphitretus. Medianschnitt nach Chun (189). *ep.pg.* Pigmentepithel; *ret.* Retina; *fov.* Fovea; *ga.lat.* seitliches Ganglion; *ir.* Iris; *c.epith.* Corpus epitheliale; *cart.* Knorpel; *x* Stelle in deren Nähe die zweite Fovea auftritt; *g.opt.* Ganglion opticum.

Es muss noch auf einen Punkt aufmerksam gemacht werden, der leicht zu Missverständnissen führen könnte. Das Auge jedes Tieres stellt ja anatomisch betrachtet eine Einheit dar und eine morphologische Typenlehre könnte für jedes Auge stets nur einen Typus in Anspruch nehmen. Physiologisch betrachtet liegt die Sache anders, es können räumlich vereinigte Organe von sehr verschiedenem funktionellen Wert vorkommen, die gewissermaßen ineinander geschoben sind. Ich darf nur an

die Haut erinnern, in der nebeneinander die Organe verschiedener Sinne: Druck, Wärme, Kälte, Schmerzsinn gelegen sind, die eine rein morphologische Betrachtung mehr oder minder als gleichwertig behandeln würde. So stellt jedes unserer Augen, physiologisch betrachtet, ein Paar von Sinnesorganen dar: das eine, dessen Bilder optisch so vollkommen wie möglich sind, mit engem Gesichtsfeld, mit feinen musivischen Elementen, mit extrem isolierter Querleitung, d. h. der Bezirk der Area (und Fovea) centralis, der

Fig. 172.



Auge von **Bathyteuthis**. Medianschnitt. Nach Chun (189).

ir. Iris; *cart.* Knorpel; *ret.dors.* Dorsalteil der Retina; *g.opt.* Ganglion opticum; *cart.ceph.* Kopfknorpel; *mir.* Wundernetze; *fovea.* Fovea centralis; *ret.ventr.* Ventralteil der Retina; *ep.pg.* Pigmentepithel; *c.epith.* Corpus epitheliale.

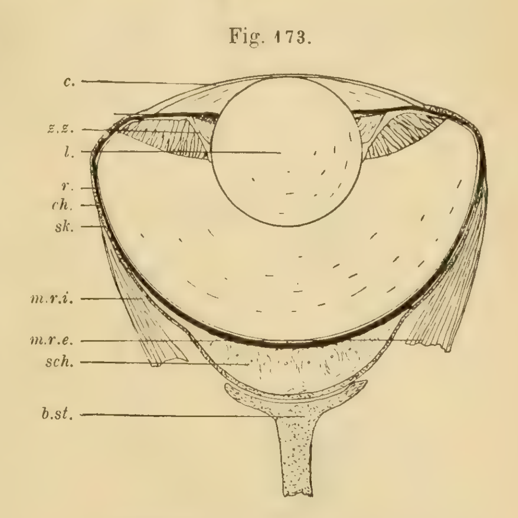
für die Unterscheidung feiner Details, die Unterscheidung des Abstandes zweier Punkte die optimalen Bedingungen bietet.

Das andere, dessen Bilder optisch sehr unvollkommen sind, in großen Zerstreuungskreisen sich darstellen, mit weitem Gesichtsfeld, mit gröberer Mosaik der Endelemente und konzentrierter Leitung zum Ganglion optici. Dies ist die Netzhautperipherie, die zum Wahrnehmen von Bewegungen besser geeignet als die Area centralis, dieser letzteren aber, was Auffassung von Details der Form anlangt, außerordentlich nachsteht.

Die Ausgestaltung je eines dieser beiden Sinnesorgane zeigt uns die Pathologie, die einerseits in den total Farbenblinden Fälle zeigt, denen das Areaauge, wenn ich so sagen darf, fehlt, andererseits lässt uns die Retinitis pigmentosa häufig sehen, wie der Ausfall des Peripherieauges funktionell wirkt.

Schon aus der Aufzählung der Eigentümlichkeiten, die das Areaauge und das Peripherieauge unterscheiden, geht hervor, dass beide zu ganz verschiedenen physiologischen Typen gehören: das Areaauge ist ein Langauge mit engwinkligem Gesichtsfeld, musiv mit isolierter Leitung und für das Sehen bei starker Beleuchtung eingerichtet (ein Hellauge), das Peripherieauge ist ein Langauge mit weitwinkligem Gesichtsfeld, Mosaikelementen mit konzentrierter Leitung und als Dunkelauge gebaut.

Fig. 173.

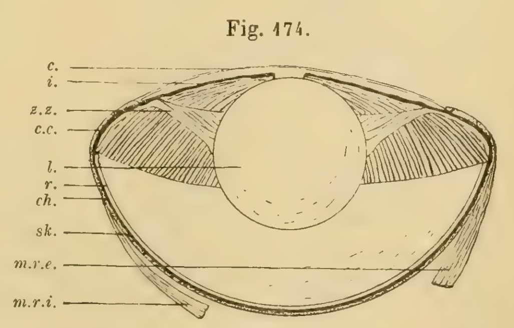


Horizontalschnitt durch das Auge von Acanthias acanthias. Vergr. 2fach. Nach Franz.

c. Cornea; *z.z.* Zonula Zinnii; *l.* Linse; *r.* Retina; *ch.* Chorioidea; *sk.* Sklera; *m.r.e.* und *m.r.i.* Augenmuskeln; *sch.* Suprachorioidea; *b.st.* Bulbusstütze.

Würden wir uns die beiden Augen auch anatomisch getrennt vorstellen, so würde das Areaauge ein ganz eigentümliches Aussehen bieten, das jeder Morphologe für ein extremes Teleskopauge erklären würde (s. Fig. 166), während sonst noch nie diese Bezeichnung auf das menschliche Auge angewandt worden ist.

Fig. 174.



Horizontalschnitt durch das Auge von Scyllium canicula. Vergr. 3,3fach. Nach Franz.

Buchstabenerklärung siehe Fig. 173.

§ 135. Um nun thatsächlich eine Klassifikation der Linsenaugen nach den gegebenen Gesichtspunkten durchzuführen, müssen wir versuchen, eine zahlenmäßige Darstellung der einzelnen Eigenschaften zu gewinnen.

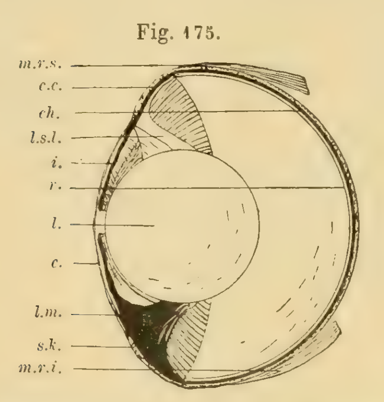
Die einzelnen Eigenschaften seien zunächst getrennt behandelt.

1. Die Lang- und Kurzaugen.

(Dolichoskope und Brachyskope.)

Es handelt sich hier nicht um das äußere Aussehen der Augen, die lang oder kurz erscheinen können, sondern um das Verhältnis der Länge der optischen Achse zur Länge der Achse des dioptrischen

Fig. 175.

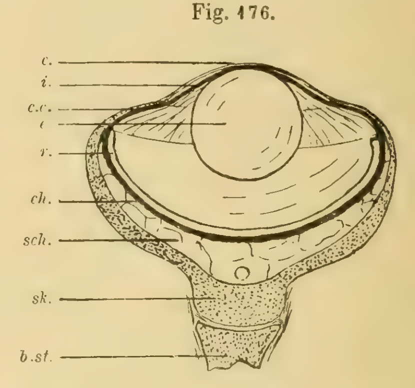


Vertikalschnitt durch das Auge von Scyllium canicula. Vergr. 3,5 fach. Nach Franz.

l.s.l. Ligamentum suspensorium lentis; *l.m.* Linsenmuskel.

Weitere Buchstabenerklärung siehe Fig. 173.

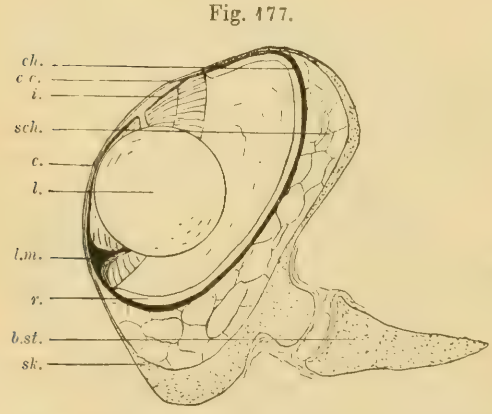
Fig. 176.



Horizontalschnitt durch das Auge von Torpedo. Vergr. 6,7 fach. Nach Franz.

Buchstabenerklärung siehe Fig. 173.

Fig. 177.



Vertikalschnitt durch das Auge von Torpedo. Vergr. 8 fach. Nach Franz.

Buchstabenerklärung siehe Fig. 173.

Apparates. Die optische Achse ist definiert einerseits durch die vordere Grenze des ersten lichtbrechenden Mediums, und andererseits durch die Mitte der Schicht der rezipierenden Netzhautelemente.

Bei Luft- und Wassertieren ist also die vordere Begrenzung eine verschiedene: In Luft ist der Hornhautscheitel als Anfangspunkt der optischen Achse zu rechnen, in Wasser dagegen, wo die Lichtbrechung an der Hornhaut fortfällt, stellt erst der Vorderscheitel der Linse den Anfang der Achse dar.

Die Achse des dioptrischen Apparates ist nach hinten durch den hinteren Linsenpol begrenzt, die vordere Begrenzung fällt mit jener der optischen Achse zusammen.

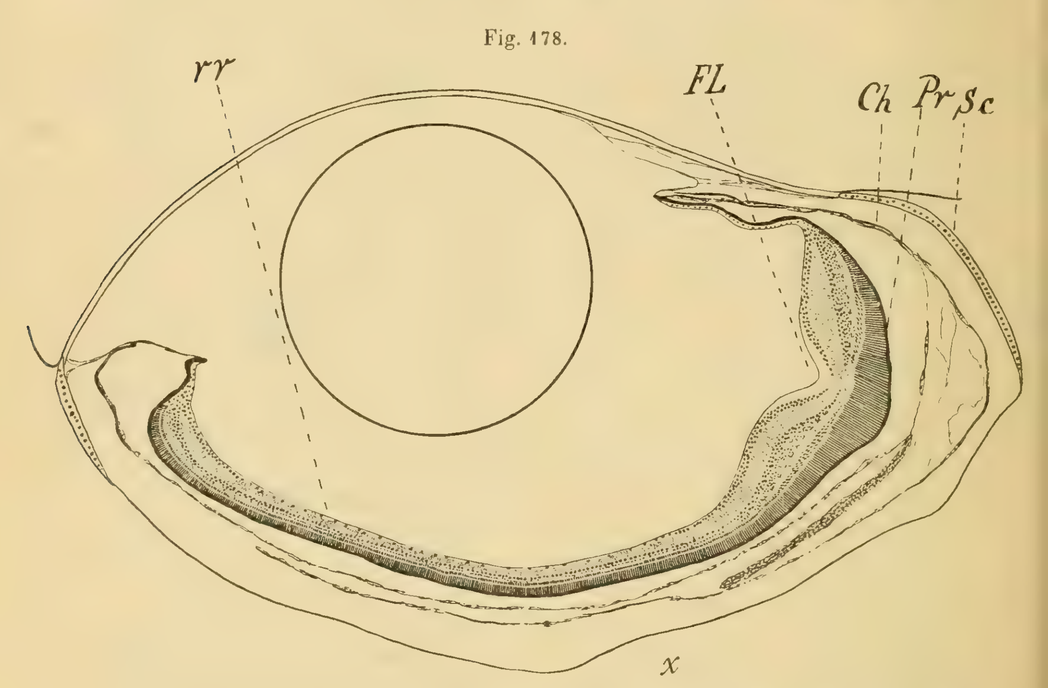
In der folgenden Tabelle sind die Augen nach dem Zahlenwert der Proportion optische Achse: Achse des dioptrischen Apparates geordnet. Im Grenzfall würde der Wert = 1 werden, d. h. die rezipierenden Elemente würden der hinteren Linsenfläche unmittelbar anliegen, ein Fall, der in dieser Form nicht realisiert ist.

Dolichoskope und Brachyskope.

Acilius sulcatus (Larve, Stirnauge)	4,10
Balaenoptera physalus	3,50
Salticus spec. (Dorsalauge)	3,42
Homo sapiens	3,21
Struthio camelus	2,60
Bathyteuthis spec.	2,42
Tinnunculus elegans	2,38
Amphitretus spec.	2,36
Equus bruchelli chapmanni	2,22
Macrorhinus leoninus (in Luft 1,83)	2,20
Phocaena communis	2,18
Odobaenus rosmarus (in Luft 1,92)	2,13
Felis leo	2,11
Cranchiade nov. gen. n. spec. (CHUN)	2,06
Spinax spinax	2,05
Phoca vitulina (in Luft 1,92)	2,05
Mustelus laevis	2,03
Gigantura chuni	1,98
Phoca barbata (in Luft 1,81)	1,98
Balaena mysticetus	1,96
Bathytroctes proroscopus (Fovea lateralis)	1,95
Bubo spec.	1,93
Delphinapterus leucas	1,89
Raja batis	1,85
Carcharias carcharias	1,85
Acanthias acanthias	1,80
Otaria jubata	1,80
Otaria jubata in Luft	1,62
Hyperoodon rostratus	1,78
Macropus rufus	1,78
Esox lucius	1,76
Selache maxima	1,74
Dissomma anale (erwachsen)	1,71
Argyropelecus affinis	1,69
Squatina squatina	1,65
Dissomma anale (jung 0,7 cm lang)	1,61
Odontostomus hyalinus	1,60
Aepyprymnus rufescens	1,59
Lamna cornubica	1,57
Halichoerus gryphus (in Luft 1,49)	1,57
Chimaera monstrosa	1,55
Acilius sulcatus (Larve Bauchauge)	1,53
Dolichopteryx spec.	1,52
Scyllium canicula	1,52
Torpedo spec.	1,52
Bathytroctes proroscopus (Augengrund)	1,49
Dissomma anale (jung 2,1 cm lang)	1,46
Periophthalmus kolreuteri (in Wasser 1,42)	1,34
Epeira (Dorsalauge)	1,29
Cyclothone spec.	1,28
Crycetomys spec.	1,27
Perameles spec.	1,24
Anableps tetrophthalmus: Wasserauge	1,16
Anableps tetrophthalmus: Luftauge	1,12

Es ist natürlich bis zu einem gewissen Grade willkürlich, wo man die Trennung zwischen Lang- und Kurzauge machen will. Dass das Stirnauge der Larve von Acilius ein Langauge ist, ist gewiss, ebenso dass man in dem Anablepsauge ein typisches Kurzauge hat, ob man aber das Auge von Gigantura chuni zu der einen oder anderen Gruppe rechnen will, bleibt Geschmackssache. Um eine wohldefinierte Grenze zu haben, soll als

Fig. 178.



Sagittalschnitt durch das Auge von Bathytroctes proroscopus. Vergr. 68fach. Nach BRAUER (180). *FL* Fovea lateralis; *rr* Nebenretina; *Ch* Chorioidea; *Pr* Pigment der Retina; *Sc* Sklera; *x* Eintrittsstelle des Opticus.

Kurzauge jedes Auge gerechnet werden, bei dem die hintere Brennweite kürzer als die Achse des dioptrischen Apparates ist, d. h. die Verhältniszahl in der vorstehenden Tabelle kleiner als zwei ist. Wir hätten dann unter den aufgezählten Augen 17 Langaugen und 35 Kurzaugen.

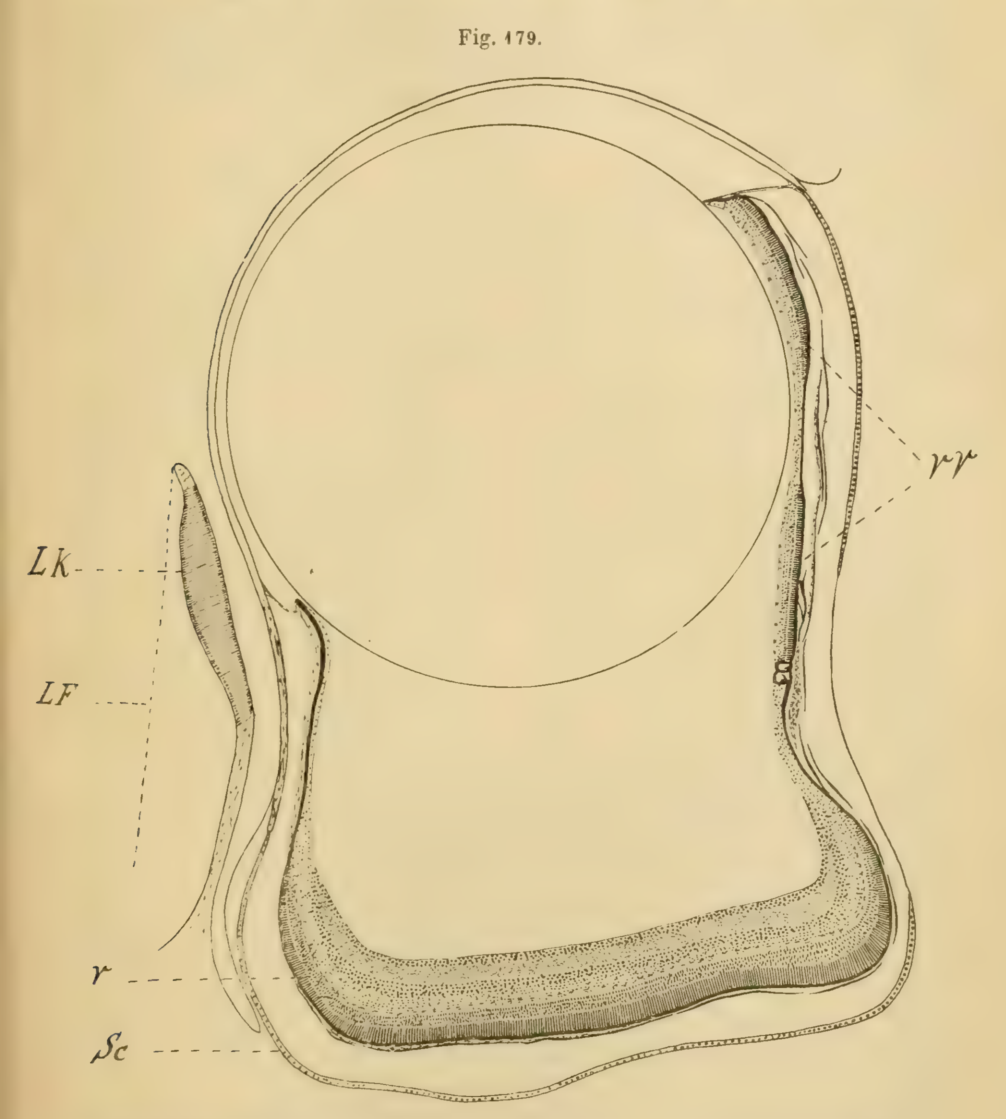
2. Engwinkel- und Weitwinkelaugen.

(Stenoskope und Euryskope.)

§ 136. Um zu ermitteln, zu welchem dieser beiden Typen ein Auge gehört, müsste man ja eigentlich experimentell feststellen, welchen Winkel die äußersten Strahlenbündel bilden, die in einem Sehorgan noch auf die Schicht der rezipierenden Elemente wirken können. Eine solche Bestimmung

der Grenzen des Blickfeldes eines Auges haben wir noch nicht und die Gewinnung des Materials dürfte auch sehr schwierig sein. Es ist deshalb im

Fig. 179.



Sagittalschnitt des Auges von Odontostomus hyalinus. Vergr. 40fach. Nach BRAUER (180). *Lk* Linsenkissen; *LF* laterale Wand der Hautfalte, ergänzt; *r* Hauptretina; *Sc* Sklera; *rr* Nebenretina.

folgenden ein Wert gewählt, der aus dem Bau eines Auges abgeleitet werden kann, und der zwar nicht direkt als die Größe des Blickfeldes angesehen werden darf, aber doch ein recht gutes Maß dafür abgiebt.

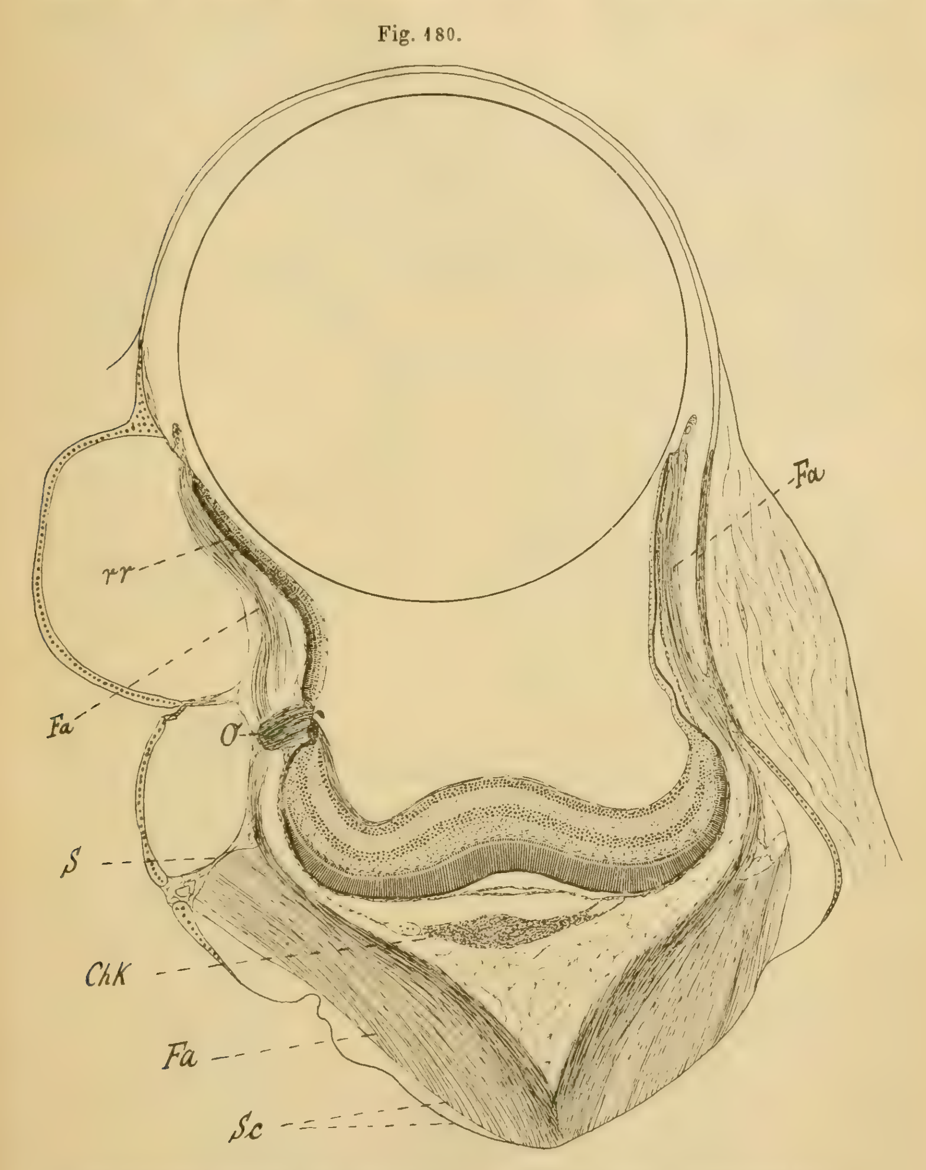
Als Maß für die Größe des Blickfeldes ist der Winkel gewählt, den die Verbindung des Mittelpunktes des optischen wirksamen dioptrischen Apparates mit den Punkten bildet, in denen der horizontale Meridian die Ora terminalis retinae schneidet. Im allgemeinen wird dieser Wert etwas zu hoch sein, doch ist der Fehler für die Typengruppierung nicht besonders groß, und vor allem sind die gleichmäßig gewonnenen Werte gut miteinander vergleichbar.

Stenoskopauge und Euryskopauge.

Salticus (Dorsalauge Centrum)	6°	Homo (Peripherie)	142°
Homo (Macula lutea)	8°	Periophthalmus kolreuteri	143°
Salticus (Dorsalauge Peripherie)	20°	Perameles spec.	144°
Acilius sulcatus (Larve Scheitelauge)	34°	Acilius sulcatus (Larve, Ventralauge)	145°
Argyropelecus affinis (Nebenretina)	40°	Macrorhinus leoninus	145°
Argyropelecus affinis (Hauptretina)	44°	Phoca vitulina	150°
Dolichopteryx spec.	50°	Halichoerus gryphus	150°
Amphitretus spec.	56°	Otaria jubata	150°
Gigantura chuni	58°	Bathytroctes proroscopus	156°
Anableps tetrophthalmus (Wasserauge)	60°	Dissomma (2,1 cm lang)	156°
Odontostomus hyalinus	61°	Equus bruchelli/chapmanni	162°
Dissomma anale (erwachsen)	63°	Phoca barbata	165°
Anableps tetrophthalmus (Luftauge)	80°	Torpedo spec.	170°
Bubo spec.	98°	Esox lucius	180°
Alciope spec.	99°	Odobaenus rosmarus	180°
Felis leo	107°	Balaenoptera physalus	180°
Struthio camelus	116°	Phocaena communis	180°
Bathyteuthis spec.	122°	Delphinapterus leucas	180°
Cricetomys spec.	124°	Hyperoodon rostratus	180°
Epeira (Dorsalauge)	124°	Scyllium canicula	180°
Nisus spec.	125°	Carcharias carcharias	183°
Capra domestica	131°	Raja batis	188°
Aepyprymnus rufescens	135°	Mustelus laevis	189°
Tinnunculus elegans	136°	Boa constrictor	194°
Chelone midas	140°	Squatina squatina	194°
Macropus rufus	140°	Chimaera monstrosa	195°
		Acanthias acanthias	200°
		Lamna cornubica	200°
		Selache maxima	200°
		Balaena mysticetus	200°
		Spinax spinax	205°

Wie aus der Tabelle hervorgeht, bekommt man auf diese Weise eine Anzahl von Werten, die größer sind als 180°. Das hat natürlich keine

Fig. 180.



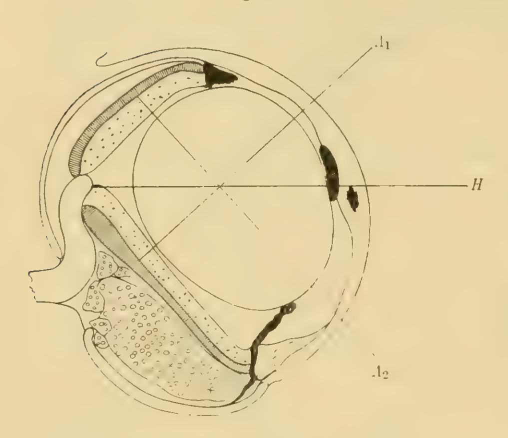
Sagittalschnitt durch das Auge von Dolichopteryx. Vergr. 40fach. Nach BRAUER (180).
rr Nebenretina; *Fa* Fasern der Argentea; *O* Opticus; *S* Septum; *Chk* Chorioidealkörper; *Sc* Sklera.

Bedeutung, es dürfte kaum wirklich vorkommen, dass ein Blickfeld mehr wie einen gestreckten Winkel umfasst, wir dürfen vielmehr 180° als den

Grenzwert annehmen, der allein infolge der Abblendung durch den eigenen Körper nicht überschritten werden kann.

Auch hier ist die Grenze zwischen Engwinkel- und Weitwinkelaugen konventionell, und wir wollen sie auf 100° festsetzen.

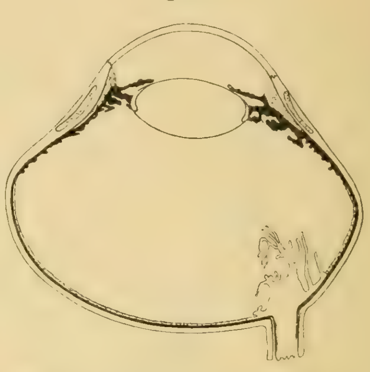
Fig. 181.



Auge von **Anableps tetrophthalmus**. Vergr. 3,5 fach. Schematisch nach KLINKOWSTRÖM.

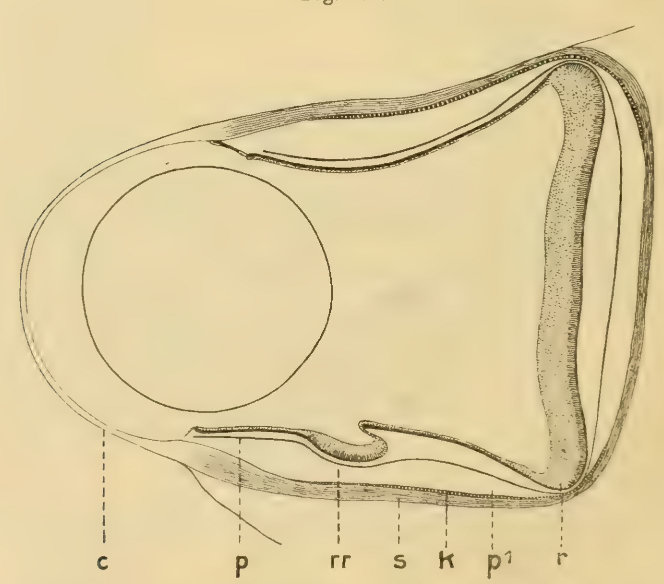
H Horizontale, d. h. Ebene der Wasseroberfläche; A_1 Achse des Luftauges; A_2 Achse des Wasserauges.

Fig. 182.



Medianschnitt des Auges von **Struthio camelus**. Natürliche Größe.

Fig. 183.



Schnitt durch das Auge von **Gigantura chuni**. Vergr. 34 fach. Nach BRAUER.
c Cornea; *p* Pigmentmantel; *rr* Nebenretina; *s* Sklera; *k* Knorpel; p^1 Pigment der Chorioidea; *r* Retina.

Dann sind unter den aufgezählten 56 Augen nur 15, die engwinklig gebaut sind, 41 weitwinklige, und von letzteren beträgt bei 18 Species der Winkel 180° oder darüber.

3. Mosaik- und Musivaugen.

§ 137. In der Dicke der Sehelemente und der Dichtigkeit ihrer Stellung kommen allein im Wirbeltierstamme gewaltige Unterschiede vor. Ein Maß für die Feinheit des Sehens sind sie allein natürlich nicht, wie in den Ausführungen über Sehschärfe (s. u.) noch dargethan werden wird; je nach der Art der Verbindung, die sie mit den weiteren nervösen Elementen eingehen, kann ihre Bedeutung eine ganz verschiedene sein.

Es mögen zunächst die Zahlen folgen.

Anzahl der rezipierenden Endelemente der Netzhaut auf 1 qmm (in Tausenden).

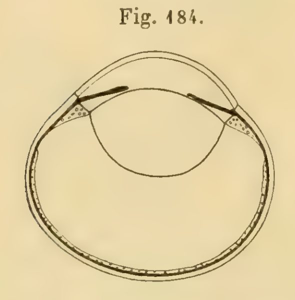
Species	Anzahl
Spelerpes	2,5
Thalassochelys	5,7
Raja batis Peripherie	7,6
Esox lucius	8,7
Raja batis Augengrund	11
Acanthias acanthias Periph.	12
Struthio camelus Peripherie	14
Torpedo spec. Peripherie	16
Torpedo spec. Augengrund	22
Carassius auratus	22
Leuciscus rutilus	23
Rana spec.	23
Acanthias acanthias	24
Galeus galeus Peripherie	25
Periophthalmus kolreuteri	26
Spectito spec.	28
Acanthias acanthias Augengrund	30
Spinax spinax Peripherie	36
Scyllium canicula Peripherie	40
Sepia officinalis	42
Alciope spec.	42
Dasyprocta aguti	43
Centrina centrina Peripherie	50
Mustelus laevis Peripherie	50
Struthio camelus Augengrund	51
Bubo spec.	54
Scyllium canicula Augengrund	59
Chimaera monstrosa	60
Balaenoptera physalus	62
Squatina squatina	64
Centrina centrina Augengrund	65
Tinnunculus elegans	69
Mustelus laevis Augengrund	70
Galeus galeus Augengrund	75
Cricetomys spec.	84
Macrorhinus leoninus	90
Chimaera monstrosa Augengrund	100
Dicholophus cristatus	110
Phoca vitulina	110
Odobaenus rosmarus	110
Phoca barbata	120
Sus spec.	120
Homo (extrafoveal, Mittel)	132
Perameles spec.	137
Hyperoodon rostratus	140
Delphinapterus leucas	150
Homo, Area centralis	160
Sus domesticus	183
Phocaena communis	200
Columba (rotes Feld)	262
Chondrostoma nasus	277
Passer domesticus (Fovea centralis)	444
Mus decumanus	1400

Als Musivaugen wollen wir alle diejenigen ansprechen, bei denen 50000 oder mehr Elemente auf 1 qmm Retina untergebracht sind. Es umfasst dann die vorstehende Zusammenstellung 22 Mosaik- und 31 Musivaugen. Peripherie und Centrum desselben Auges gehören häufig zu funktionell verschiedenen Typen.

4. Platyskope und stigmatoskope Augen.

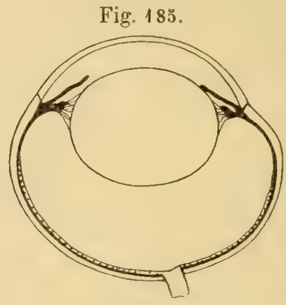
§ 138. Wird eine größere Anzahl Endelemente durch die Zellen der inneren Körnerschicht mit einer einzigen Ganglienzelle in Verbindung gesetzt, so können die Einzeleindrücke, die auf die Fläche der zusammengefassten Endelemente fallen, nicht mehr getrennt zur Rezeption gelangen, wir haben dann ein Auge, das nur Flächen verschiedener Beleuchtung unterscheiden kann, ein Platyskopauge. Wird dagegen jedes Endelement

Fig. 184.



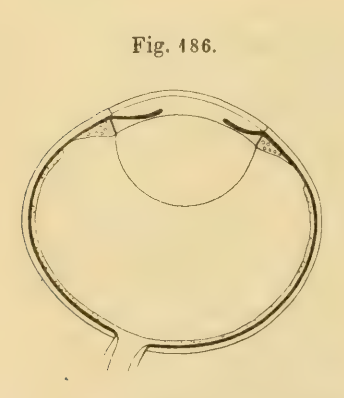
Macropus rufus. Medianschnitt.

Fig. 185.



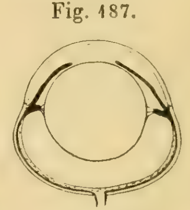
Aepyprymnus rufescens. Medianschnitt. Vergr. 2,8 fach.

Fig. 186.



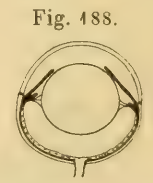
Equus bruchelli chapmanni, Zebra. Medianschnitt. Natürliche Größe.

Fig. 187.



Perameles, Beuteldachs. Medianschnitt. Vergr. 2,5 fach.

Fig. 188.



Cricetomys, Hamster. Medianschnitt. Vergr. 2,5 fach.

einzeln mit einer Ganglienzelle des Ganglion nervi optici verbunden, oder mit einer sehr geringen Anzahl, so nähern wir uns immer mehr dem Zustande des Punktsehens, der möglichst feinen Unterscheidung dicht nebeneinander liegender Punkte. Augen, deren Ausbildung in dieser Richtung geht, wollen wir Stigmatoskopaugen nennen.

Anzahl der nervösen Endelemente, die zu einer Nervenfaser des Opticus, bezw. einer Ganglienzelle des Ganglion nervi optici abgeleitet werden.

Hyperoodon rostratus . . .	7200	Squatina Peripherie	35
Delphinapterus leucas . . .	5600	Acanthias blainvilli	20
Balaenoptera physalus . . .	5100	Acanthias acanthias Augengrund	20
Phocaena communis	4900	Centrina centrina Augengrund	18
Odobaenus rosmarus . . .	2300	Galeus galeus Peripherie . .	17
Phoca barbata	2100	Acanthias acanthias Periph.	17
Phoca vitulina	1500	Centrina centrina Peripherie	14
Macrorhinus leoninus . . .	1000	Mustelus laevis Peripherie .	10
Chimaera monstrosa Periph.	200	Mustelus laevis Augengrund	8
Spinax spinax Peripherie .	180	Raja batis Augengrund . .	7
Chimaera Augengrund . . .	170	Torpedo spec. Peripherie .	6
Spinax Augengrund	150	Torpedo spec. Augengrund .	4
Homo Peripherie	130	Raja batis Peripherie . . .	4
Galeus galeus Augengrund .	50	Homo Fovea centralis . . .	1
Squatina squatina Augengrund	46		
Scyllium canicula	40		

5. Hell- und Dunkelaugen.

§ 139. Für die Unterscheidung von Hell- und Dunkelaugen lässt sich kaum ein Zahlenwert fixieren, der in der Weise, wie es für die vier anderen Parameter geschah, eine Trennung der Typen ermöglicht.

Wohl giebt die Größe der Apertur (s. o.) hier einen Anhaltspunkt, aber sie allein reicht nicht zur Charakterisierung hin. Außerdem kann ein und dasselbe Auge zu verschiedenen Zeiten Hell- oder Dunkelauge sein, je nach dem Ballungszustande des Pigments, so dass also diese Unterscheidung als die letzte angewandt werden muss, die sich bereits auf einen bestimmten funktionellen Zustand bezieht.

6. Zusammenfassung.

Nur für wenige Augen liegen bisher alle Daten vor, die eine Einordnung in dies Typenschema ermöglichen. Besonders mangelt es an Bestimmungen über die Dichte der rezipierenden Elemente und ihr Verhältnis zur

Zahl der Opticusfasern. Diese Werte sind bisher nur von Pütter für Wassersäugetiere und von Franz für Selachier systematisch bestimmt worden.

Infolgedessen können nicht für alle 16 Typen Beispiele angeführt werden. Nur das 8-Typenschema, das sich auf die Gegensatzpaare von Dolichoskopen und Brachyskopen, Stenoskopen und Euryskopen, sowie Mosaik- und Musivaugen gründet, lässt sich ganz ausfüllen. Nur an einigen Stellen gelingt es noch, die weitere Unterteilung zu machen. Jeder der angeführten Typen wird sich also in zwei auflösen lassen und erhält daher eine Doppelnummer.

Die folgende Übersicht zeigt dies:

Dolichoskope Augen.

- Stenoskope Augen.
  - Mosaik-Augen: Typus I und II, z. B.: Salticus Dorsalauge Centrum und Peripherie.
  - Musiv-Augen: Typus III und IV, z. B.: Homo (Macula).
- Euryskope Augen.
  - Mosaik-Augen: Typus V und VI, z. B.: Struthio camelus Peripherie, Spinax spinax Peripherie.
  - Musiv-Augen: Typus VII und VIII, z. B.: Homo Peripherie, Felis leo, Balaenoptera, Macrorhinus, Phocaena, Odobaenus, Phoca, Tinnunculus, Mustelus.

Brachyskope Augen.

- Stenoskope Augen.
  - Mosaik-Augen: Typus IX und X, z. B.: Argyropelecus, Odontostomus, Dolichopteryx, Anableps, Dissomma[1]).
  - Musiv-Augen: Typus XI und XII, z. B.: Bubo spec.
- Euryskope Augen.
  - Mosaik-Augen: Typus XIII und XIV, z. B.: Raja batis, Acanthias, Scyllium, Torpedo, Periophthalmus, Esox.
  - Musiv-Augen: Typus XV und XVI, z. B.: Cricetomys, Perameles, Delphinapterus, Hyperoodon, Balaena, Chimaera.

Nur als Beispiel, wie eine weitere Teilung dieser Typen wird erfolgen können, sei erwähnt, dass unter Typus VII und VIII Platyskop- und Stigmatoskopaugen vorkommen, als Beispiel des letzeren Typs dient Mustelus laevis, der also den Typus VIII vertreten würde.

Es ist nicht notwendig, dass für alle 16 Typen sich Beispiele finden, diese Zahl stellt ja nur das mögliche Maximum auf Grund der angewandten

---

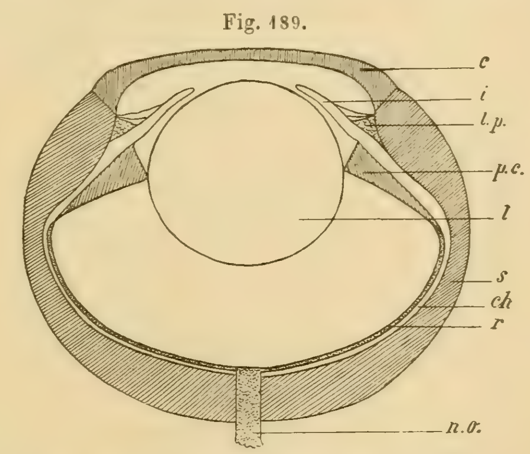
1) Alle diese Formen sind wahrscheinlich Mosaik-Augen, doch fehlen Zahlenangaben über die Dichte ihrer Netzhautelemente.

Einteilungsprinzipien dar. Immerhin scheint es, als kämen thatsächlich fast alle vor. Zweifelhaft ist die Existenz eigentlich nur für Typus III, ob nämlich bei einem engwinkligen Langauge mit musivischen Elementen eine Platyskopie Sinn hat, kann nur durch die Erfahrung gelehrt werden, die menschliche Macula stellt den Typus IV dar.

2. Die systematischen Augentypen.

§ 140. Seit Sömmering seine trefflichen Kupfertafeln mit den Horizontalschnitten einer großen Anzahl von Wirbeltieraugen herausgegeben hat, d. h. seit fast einem Jahrhundert, werden durch die Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie eine Reihe schlechter Reproduktionen einzelner dieser Abbildungen als die Typen von Augen bestimmter Klassen verbreitet. Besonders für das Fisch- und Vogelauge sind die vergröberten Abbildungen, die Sömmering vom Hecht und Eulenauge giebt, überall zu finden und durch eine stillschweigende Konvention ist der Begriff des Eulenauges mit dem des Vogelauges, das Hechtauge mit dem Fischauge synonymisiert worden. Die Frage, ob die Augen einer größeren systematischen Gruppe, einer Ordnung, einer Klasse, eines Tierstammes, in ihrer Gestaltung typisch sind, ob man von einem Typus des Fischauges, des Amphibien-, Reptilien-, Vogel-, Säugetierauges sprechen kann, ist in mehrfacher Beziehung von Bedeutung.

Fig. 189.



Halichoerus gryphus. Medianschnitt. Vergr. 3:2.
c Cornea; *i* Iris; *l.p.* Ligamentum pectinatum; *p.c.* Processus ciliaris; *l* Linse; *s* Sklera; *ch.* Chorioidea; *r* Retina; *n.o.* Nervus opticus.

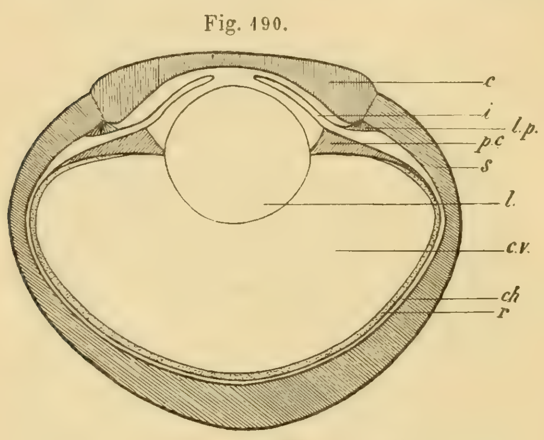
Wir fassen die systematischen Gruppen als genetisch zusammengehörig auf und sehen, dass innerhalb derartiger genealogischer Verbände die allerverschiedensten Leistungen vollbracht werden, denn systematische Gruppen sind keine funktionellen Einheiten, vielmehr finden wir in jedem Lebensbezirk in der Natur, der einheitliche funktionelle Anforderungen an seine Bewohner stellt, Vertreter der allerverschiedensten systematischen Gruppen, die funktionell in vielen Beziehungen, nämlich in denen, die durch die Anforderungen des Lebensbezirkes gegeben sind, dasselbe leisten, funktionell

gleich oder ähnlich sind, während Vertreter derselben systematischen Gruppe in sehr verschiedenen Lebensbezirken vorkommen.

Würden wir nun finden, dass trotz der verschiedensten funktionellen Anforderungen die Formen eines bestimmten Organes bei den Vertretern einer systematischen Gruppe stets dieselben typischen Eigentümlichkeiten zeigen, so läge der Schluss nahe, dass die Formgebung wesentlich durch erblich übertragene, durch genealogische Momente bedingt sei und nicht durch die funktionellen Anforderungen.

Finden wir dagegen bei derselben systematischen Gruppe ganz verschiedene Organformen, die wir in Beziehung zu bestimmten funktionellen Bedingungen setzen können, so werden wir annehmen dürfen, dass die Ausbildung der Form durch die Bedingungen der Umgebung induziert wird.

Fig. 190.



Odobaenus rosmarus. Medianschnitt vertikal. Vergr. 2:1. Buchstabenerklärung siehe Fig. 189.

Wenn wir auch heute meist gezwungen sind, diese Beziehung zwischen Gestaltung und Funktion teleologisch auszudrücken, so müssen wir stets betonen, dass hierin ein Provisorium liegt, und dass die teleologische Ausdrucksweise der causalen weichen muss und in dem Augenblicke weichen wird, wo uns das »zweckmäßige« als mechanisch notwendig verständlich wird.

Wenn aber die Form des ganzen Organs nicht typisch ist, so entsteht die weitere Frage, ob wir die Einheitlichkeit der Abstammung nicht an den einzelnen Komponenten erkennen können, die je nach den äußeren Bedingungen die verschiedenen Formen aufbauen.

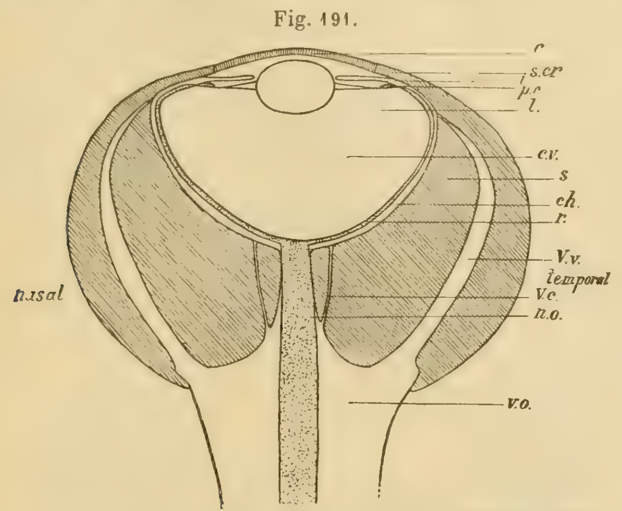
Im folgenden sollen diese Fragen für das Wirbeltierauge erörtert werden.

§ 141. Die Merkmale, die nach der herrschenden Anschauung ein Auge »typisch« für eine Wirbeltierklasse erscheinen lassen, sind recht äußerlicher Natur, sie beziehen sich auf die äußere Gesamtform, auf die Größe und Wölbung der Cornea, auf die Ausgestaltung des Verbindungsteils und etwa noch auf die Form der Linse.

Der Gesamtform nach sollte das Fischauge elliptisch, also abgeplattet in der Achsenrichtung sein, das Säugetierauge kuglig, das Vogelauge in der

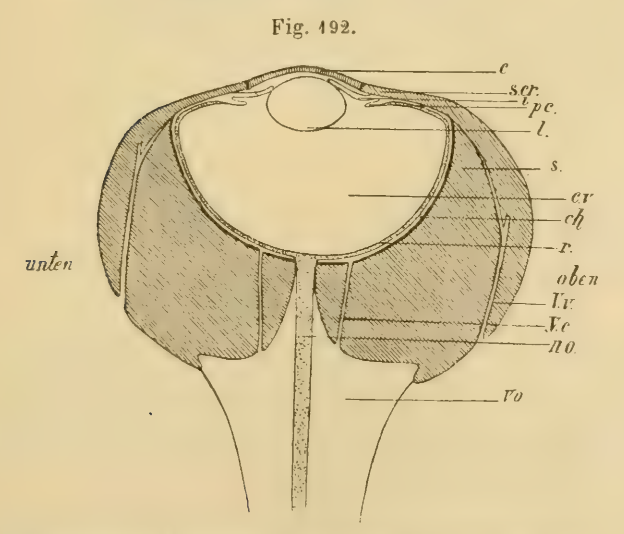
Achse verlängert, im extremen Falle röhrenförmig. Fig. 196 zeigt (bei gleicher Vergrößerung) eine Anzahl Teleostieraugen, deren Betrachtung genügt, um diese Charakterisierung als unzutreffend zu erkennen. Neben dem extrem

Fig. 191.



Balaenoptera physalus. Horizontalschnitt. 1/2 natürlicher Größe.
Buchstabenerklärung siehe Fig. 189.

Fig. 192.



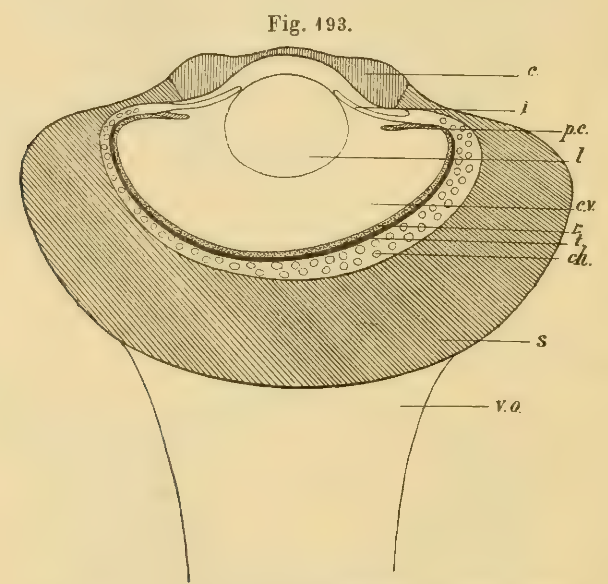
Balaenoptera physalus. Vertikalschnitt. 1/2 natürlicher Größe.
Buchstabenerklärung siehe Fig. 189.

abgeplatteten Auge von Bathytroctes kommt das gestreckte, röhrenförmige Auge von Gigantura, oder Odontostomus vor. Das Auge von Periophthalmus weicht nur wenig von der Kugelgestalt ab.

Die Cornea des Fischauges soll relativ sehr groß und flach sein; auch hier trifft die übliche Charakteristik nicht zu, denn die Hornhaut von Gigantura ist eine der stärkstgewölbten, die überhaupt bei Wirbeltieren vorkommen und zwischen diesem Extrem und dem anderen einer ganz flachen Cornea, wie sie etwa Bathytroctes zeigt, liegen, wie aus Fig. 196 zu ersehen, alle möglichen Übergänge.

Groß ist die Fischhornhaut meist im Vergleich zum ganzen Bulbus, aber nicht größer, wie diejenige vieler Formen in anderen Wirbeltierklassen, denn die kleinste hier dargestellte Hornhaut verhält sich zum Bulbus (linear) wie 1 : 1,12 (Periophthalmus), und bei Säugetieren finden wir sehr verbreitet ebenso große Hornhäute.

Fig. 193.



Hyperoodon rostratus. Horizontalschnitt. Natürliche Größe. Buchstabenerklärung siehe Fig. 189.

Der Verbindungsteil sollte bei Teleostiern entweder ganz fehlen, oder in scharfem Knick gegen den Augenhintergrund sich absetzen und so ganz flach und annähernd senkrecht zur Augenachse gestellt sein, wie es etwa beim Hechtauge annähernd der Fall ist. Fig. 196 zeigt demgegenüber ganz anders gestaltete Verbindungsteile.

Was endlich die Linse anlangt, so ist sie zwar durchgängig nahezu kuglig (Abweichung z. B. bei Anableps Fig. 181), aber Kugellinsen kommen weit verbreitet auch bei anderen Wirbeltieren vor (z. B. Wassersäugetieren).

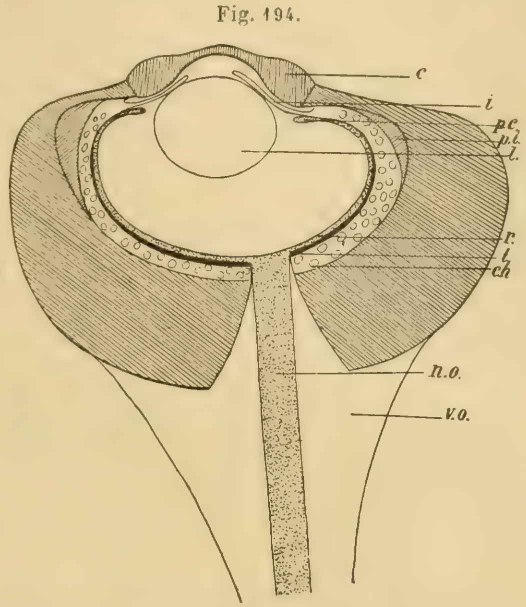
Es war bis jetzt nur vom Teleostierauge die Rede, dass aber auf das Selachierauge die übliche Charakteristik des Fischauges ebensowenig passt, lehrt ein Blick auf Fig. 197.

Das Vogelauge weicht vom Eulenauge, das als typisch betrachtet wurde, gleichfalls sehr ab (s. Fig. 198). Das auffallendste Merkmal, der röhrenförmig gestaltete Verbindungsteil, tritt z. B. weder bei Tinnunculus noch bei Struthio besonders hervor, ist z. B. bei letzterer Form kaum so stark entwickelt, wie etwa bei der Elefantenrobbe. Auch die Cornea ist bei Falken und Straußen flach, nicht von jener starken Wölbung, die das Eulenauge (Bubo, schon weniger stark Asio) charakterisiert.

Selbst die Form der Linse, die so besonders flach bei Vögeln sein soll, ist kein durchgreifendes Klassenmerkmal, indem z. B. beim Pinguin die Linse fast kuglig ist.

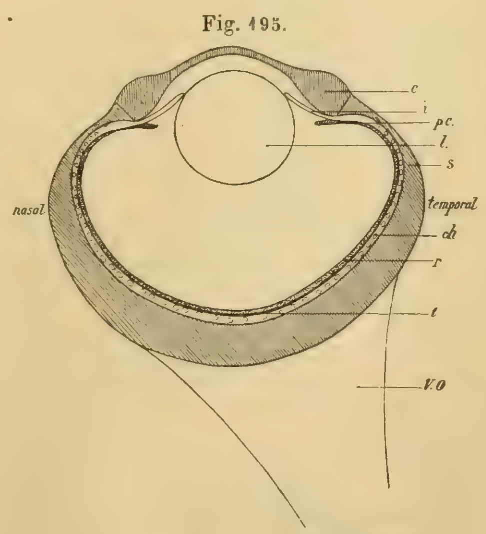
Dass endlich auch das Säugetierauge in keinem der aufgeführten Punkte gleichmäßige Gestaltungen zeigt, braucht wohl mit Hinweis auf die Fig. 199 nur angedeutet zu werden.

Fig. 194.



Hyperoodon rostratus. Vertikalschnitt. Natürliche Größe. Buchstabenerklärung siehe Fig. 189.

Fig. 195.



Phocaena communis. Horizontalschnitt. Buchstabenerklärung siehe Fig. 189.

§ 142. Das Ergebnis, dass auf die bisher zur Charakteristik verwandten Momente hin man den Typus des Auges einer größeren systematischen Gruppe nicht definieren kann, ist von allgemeinerem Interesse. Was für Merkmale sind bisher verwendet worden?

Zunächst die Gesamtform des Bulbus. Das ist ein sehr komplexes Moment, und die Erörterung des Problems der

Fig. [illegible]

Anableps

Leuciscus

Periophthalmus

Gigantura

Odontostomma

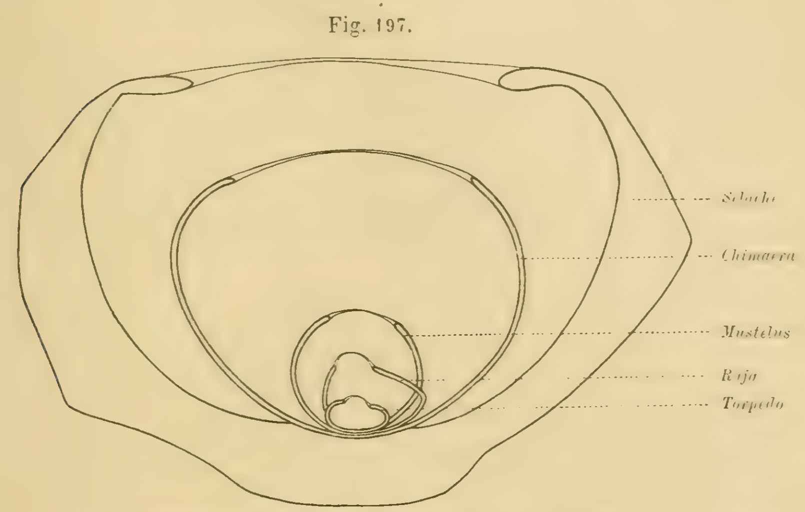
Bathytroctes

Teleostieraugen bei gleicher Vergrößerung. Vergr. 10fach.

morphologischen Augentypen wird erkennen lassen, dass hier keine Einheitlichkeit erreicht werden konnte.

Alle weiteren Merkmale sind in ihrer Ausbildung von funktionellen Bedingungen abhängig: die Corneagröße von Beleuchtungsbedingungen sowie

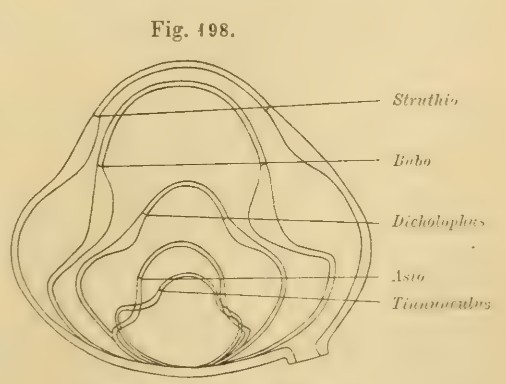
Fig. 197.



Selachieraugen bei gleicher Vergrößerung. Vergr. 1,5fach.

von mechanischen Momenten, die Linsenform von optischen Bedingungen, die auch für die Gestaltung des Verbindungsteils maßgebend oder doch mit bestimmend sind. Die Abhängigkeit der Einzelgestaltungen ist in früheren Abschnitten erörtert.

Fig. 198.



Vogelaugen. Natürliche Größe.

Nun wirken natürlich vielfach die gleichen funktionellen Bedingungen auf Vertreter ganz verschiedener systematischer Gruppen ein, und dadurch kommen Ähnlichkeiten in der Gestaltung zu stande, die schließlich zu so extremen Konvergenzerscheinungen führen können, wie wir sie in der Gestaltung der vier phylogenetisch von einander unabhängigen Gruppen der Wassersäugetiere Sirenen, Pinnipedier, Denticeten, Mysticeten) erblicken, wie sie aber z. B. auch der Vergleich des Walauges und des Fischauges in vielen Punkten erkennen lässt.

Wenn es aber auch unmöglich ist, durch Verwendung der besprochenen, funktionell beeinflussten, Merkmale den Typus des Auges einer systematischen Gruppe zu entwickeln, so muss trotzdem weiter gefragt werden,

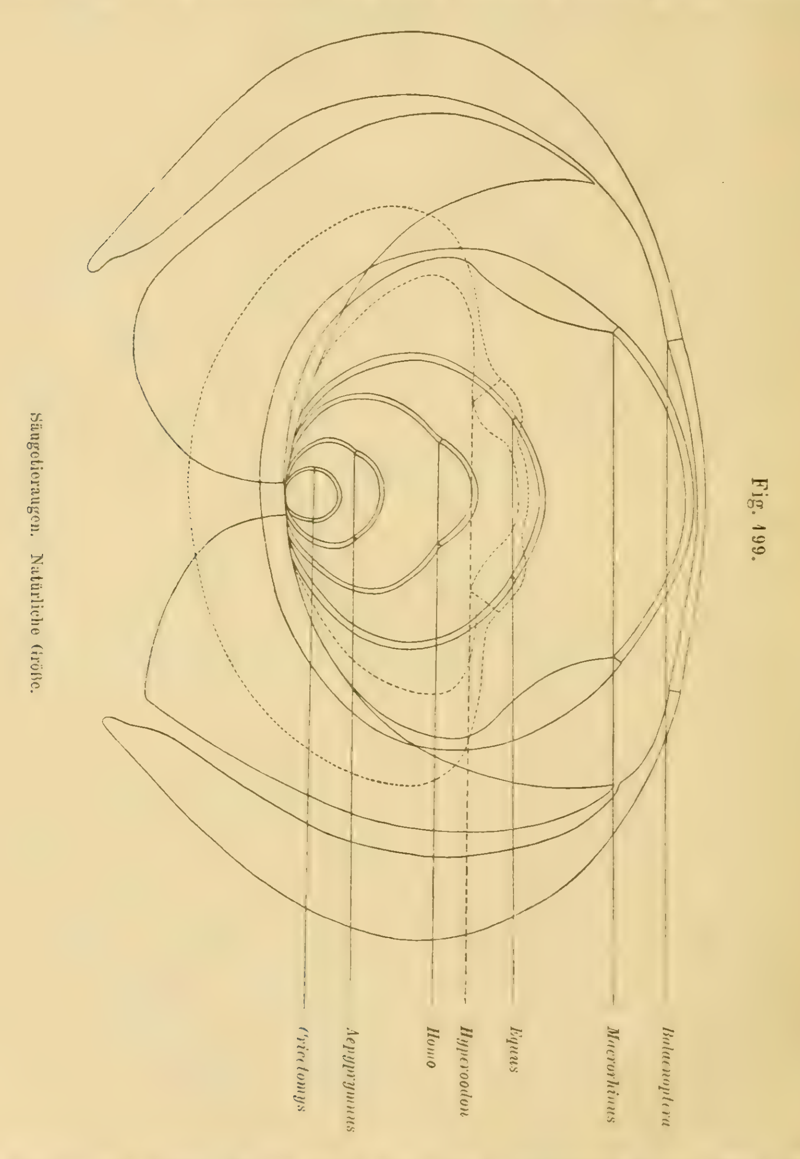


Fig. 199. Säugetieraugen. Natürliche Größe.

ob man nicht solche Typen doch einheitlich definieren kann, wenn man prinzipiell Merkmale verwendet, die — soweit wir es übersehen können — in ihrer Ausbildung nicht oder kaum von funktionellen Ansprüchen gemodelt werden, Merkmale, die physiologisch gleichgültig erscheinen.

Für einen Prozess, der aus dem System der gegenwärtig wirkenden Kräfte heraus als verständlich oder gar notwendig erscheint, brauchen keine historischen Momente erklärend herangezogen zu werden: so steht es mit den Merkmalen, die dem Einfluss der allgemeinen funktionellen Bedingungen unterworfen sind; jeder Organismus aber trägt in unendlich vielen Zügen die Spuren seiner Geschichte an sich, zeigt vielerlei Eigenschaften, deshalb, weil er sie von seinen Ahnen überkommen hat. Eigenschaften, die vielleicht nie funktionelle Bedeutung hatten, sondern nur der Ausfluss einer specifischen Eigentümlichkeit der lebendigen Substanz dieser genealogischen Gruppe waren, vielleicht auch einmal funktionell wichtig waren, ihren Wert aber verloren haben, ohne zu verschwinden.

Wenn man gemeinsames in systematischen, d. h. genealogischen Gruppen finden will, so muss man notwendig auf historische Momente zurückgreifen.

Die Antwort auf unsere Frage, ob es systematische Augentypen giebt, verschiebt sich allerdings damit etwas: Wenn es gelingt, durch funktionell unbedeutende Merkmale jedes uns vorgelegte Auge als das einer bestimmten Klasse, Ordnung, Familie, ja vielleicht als zu einem bestimmten Genus, einer bestimmten Species gehörig anzusprechen, so haben wir damit nicht die einzelnen Augen als solche näher charakterisiert, sondern haben nur das Auge als pars pro toto verwendet, und die Typen, die wir so erhalten, sind vom Standpunkte der Biologie des Auges aus uninteressant, das Interesse, das sie bieten, ist ein allgemeines, das weit über die Grenzen der Probleme eines Specialgebietes hinausreicht, wie es die Organologie des Auges darstellt.

Die Möglichkeit einer Sytematik der Augen auf Grund funktionell bedeutungsloser Merkmale ist durch Rabl's Arbeiten über die Linse der Wirbeltiere gegeben.

Es wurden oben diese Merkmale schon dargestellt, worauf hier verwiesen sei.

3. Die morphologischen Augentypen.

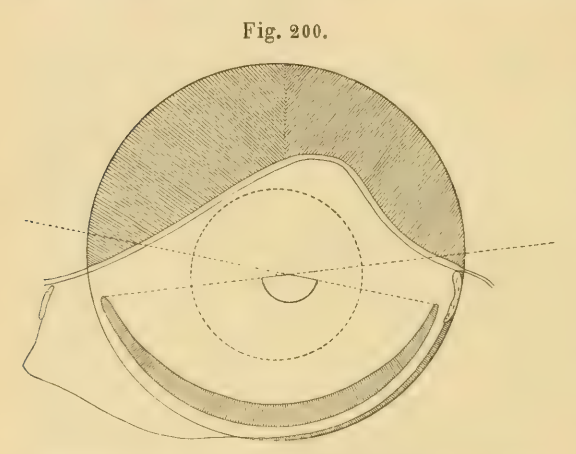
§ 143. Wir haben in dem Kapitel über die physiologischen Augentypen die Formen der Augen als den Ausdruck ihrer Funktion, als Indikator für ihre Leistungen als Organ betrachtet. Wir haben in dem Abschnitt über die systematischen Augentypen zu zeigen versucht, wie das Auge, wie jeder Teil eines Organismus, in seiner formalen Ausbildung bestimmt ist durch die specifischen, d. h. für die Species charakteristischen Eigentümlichkeiten des Lebensvorganges des ganzen Organismus: Es bleibt nun noch eine Betrachtungsweise übrig, die in weit äußerlicherer Art an die Gruppierung der gegebenen Erscheinungen herantritt: die morphologische Art der Betrachtung.

Für die Morphologie in dem Sinne, wie sie bis jetzt gehandhabt wird, ist die »Form« noch kein Problem geworden, sondern ist etwas gegebenes, ein Element. Es handelt sich also um eine Gruppierung der fertigen gegebenen Formen ohne Rücksicht darauf, auf welchen dynamischen Komponenten die Ausbildung der einzelnen bestimmten Form beruht.

Die Versuche, die bisher in dieser Richtung gemacht worden sind, waren rein morphologischen Urprunges. Man verglich die äußere Form der bekannt gewordenen Augen, die ganzen Bulbi natürlich, und gruppierte sie nach der äußeren Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit.

Man wusste, dass es Augen gab, die nur wenig von der Kugelform abweichen, wie z. B. das menschliche Auge, man lernte dann Augen kennen, die ellipsoidisch gestaltet waren, bei denen der äquatoriale Durchmesser die Achse an Länge übertraf, wie z. B. viele Fischaugen und auch Augen mehrerer Wassersäugetiere; und endlich entdeckte man eine große Zahl Augen, bei denen die Achse viel länger als der Durchmesser war, die dadurch in extremen Fällen ein fast röhrenförmiges Aussehen erlangten, und da sie ein Linsensystem in ihrem Innern trugen, den Vergleich mit einem Teleskop geradezu herausforderten. Diese sogenannten Teleskopaugen erregten das meiste Interesse und es wurden Deutungsversuche gemacht, die erklären sollten, warum gerade diese Teleskopform besondere Vorteile für das Sehen unter bestimmten Bedingungen hätte. Man machte also stillschweigend die Voraussetzung, dass es stets dieselben Ursachen gewesen wären, die diese eigenartige Gestaltung induziert hätten.

Fig. 200.



Auge von Dissomma anale (junges Tier von 2,1 m Länge). In den Vergleichskreis eingezeichnet.

Bevor ich zur Kritik dieser Auffassung übergehe, möchte ich die morphologischen Typen an einigen Beispielen demonstrieren. Man kann die Augen, die ja so außerordentlich verschiedene absolute Dimensionen haben, in Beziehung auf ihre äußere Gestaltung sehr gut vergleichen, wenn man sie im Kreise von gleicher Größe einzeichnet.

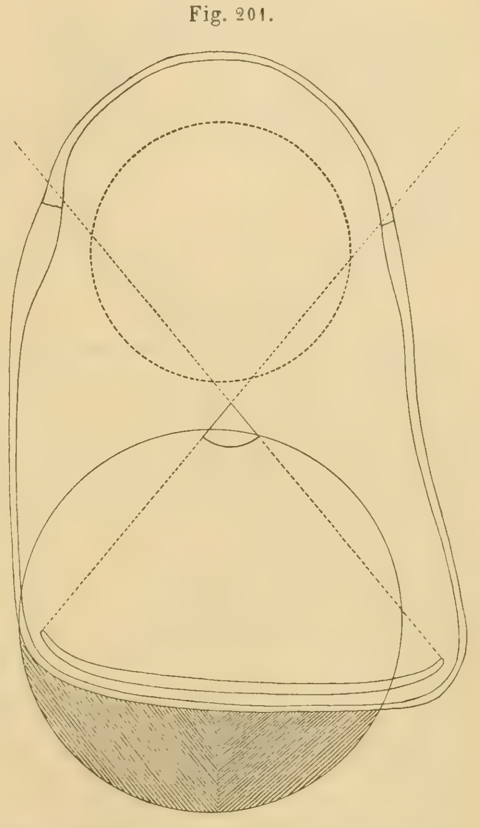
Der Durchmesser des Kreises muss dann nur in allen Augen eine bestimmte Strecke darstellen. Als solche Strecke wähle ich den äquatorialen Halbmesser, oder bei asymmetrischen Augen, den kleineren der

beiden Abschnitte, in die der Äquatorialdurchmesser durch die Achse zerlegt wird.

Es treten dann nicht nur die Abweichungen von der allgemeinen Kugelgestalt hervor, sondern auch die Asymmetrien. Zwei Fischaugen (Fig. 200 und 201), zwei Vogelaugen (Fig. 202 und 203) und zwei Säugetieraugen (Fig. 204 und 205) mögen demonstrieren, welche bedeutenden Unterschiede hier vorkommen.

Am drastischsten zeigt Fig. 206 die Verschiedenheit der Gestaltung. Hier ist außer dem Auge von Hyperoodon, das ganz flach, elliptisch gebaut ist, und dem Auge vom Gigantura, das einen »Teleskopaugen«-Typus repräsentiert, der für ein Wirbeltier schon extrem genannt werden darf, noch das Auge einer Springspinne (Salticus) gezeichnet, das alle Wirbeltieraugen in bezug auf Längenentwicklung übertrifft.

Fig. 201.



Auge von Gigantura chuni in den Vergleichskreis (s. Text) eingezeichnet.

Teleskopaugen finden sich in mehr oder minder starker Ausbildung bei sehr verschiedenen Tiergruppen.

Bei Arthropoden haben wir sie in den Komplexaugen der Euphausiden, Tiefseekrabben, der Polyphemiden, in den Augen des Männchens von Phronima, bei den Stirnaugen der Männchen der Ephemeriden u. s. w.

Unter den Linsenaugen kommen Teleskopaugen vor bei Spinnen, bei Copilia, bei Alciopiden, unter den Mollusken bei vielen Cephalopoden und Heteropoden, unter den Wirbeltieren bei einer Anzahl von Fischen und Vögeln (den Eulen).

§ 144. Die Deutungsversuche sind etwas rudimentär geblieben. Man findet im allgemeinen die ziemlich vage Vorstellung, dass das Teleskopauge stets ein im Vergleich zu seinen nicht als Teleskopaugen ausgebildeten Verwandten besonders hoch entwickeltes Sehorgan darstellte.

Eine einheitliche Auffassung hat erst Chun versucht, indem er das Teleskopauge als das Produkt einer Anpassung an das Sehen bei schwacher Beleuchtung ansah, das Teleskopauge also als Dunkelauge hinstellte. Dies ist auch die zurzeit herrschende Meinung. Sie ist aber nicht im stande, den

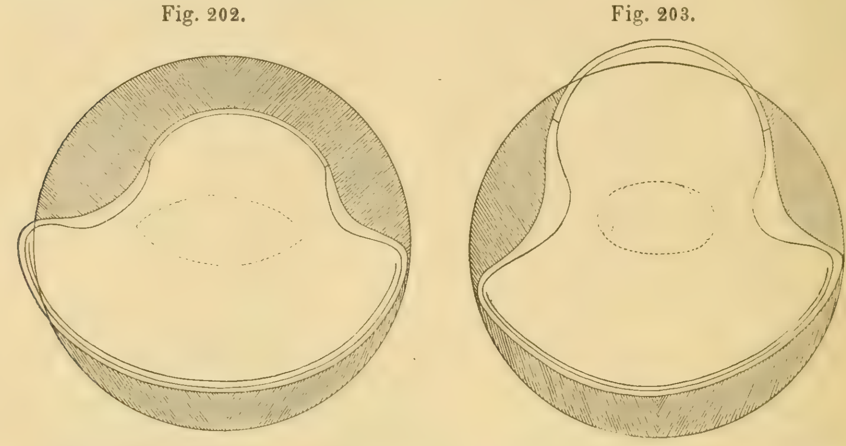


Fig. 202. Auge von Tinnunculus elegans im Vergleichskreise.

Fig. 203. Auge von Bubo spec. im Vergleichskreise

Thatsachen gerecht zu werden, denn wir finden Teleskopaugen auch bei Tieren, die in einer hellen, sehr hellen Umgebung leben, z. B. bei den Heteropoden, die an der Meeresoberfläche schwimmen, und auch bei Co-

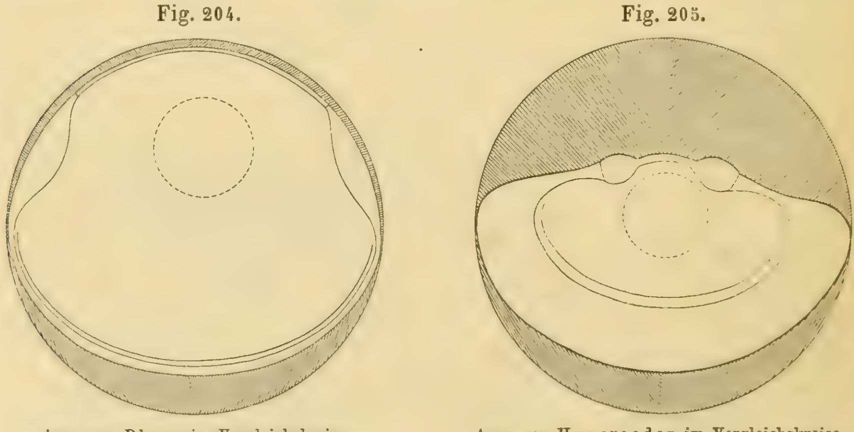
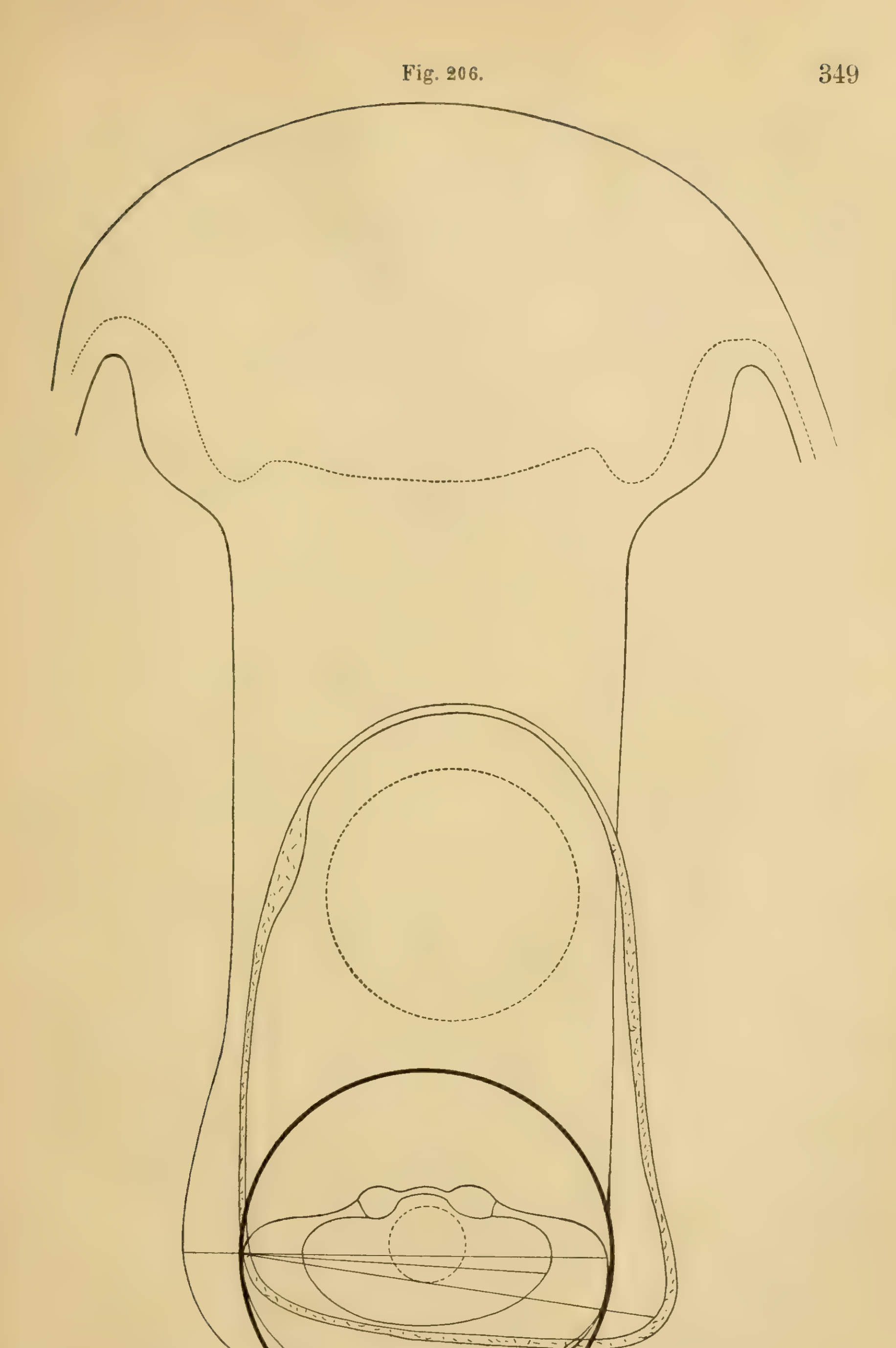


Fig. 204. Auge von Phoca im Vergleichskreise.

Fig. 205. Auge von Hyperoodon im Vergleichskreise.

pilia und Phronima, typischen Helltieren. Die Polyphemiden tragen ihre vorzüglich ausgebildeten Teleskopaugen ebenso in den dunklen Tiefen der Schweizer Seen wie in den sonnendurchschienenen flachen Teichen Nordschwedens, wo sie im limnetischen Plankton auftreten.

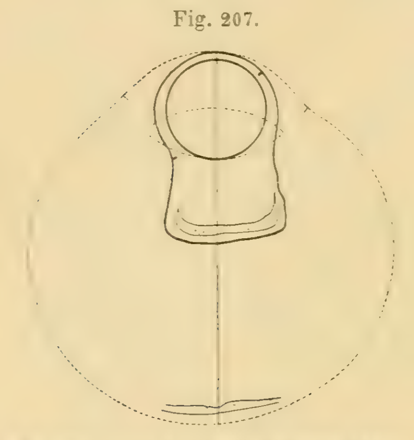


Lange und kurze Augen im Vergleichskreise. Hyperoodon, Gigantura und als längstes Auge Salticus.

Besser scheint da eine andere Ansicht zuzutreffen: dass die Erwerbung des Teleskopauges mit einer räuberischen Lebensweise zusammenhinge, oder noch allgemeiner ausgedrückt mit rascher Beweglichkeit. Aber da passen wieder die Erfahrungen über Tiefseekrebse und Krabben nicht, die auch keine andere Lebensweise führen, wie ihre Verwandten im flachen helleren Wasser, und sich doch durch den Besitz von Teleskopaugen von ihnen unterscheiden.

Ist es ein Zufall, dass die Auffindung des Gemeinsamen der Teleskopaugen nicht glückte, oder lag es vielleicht an der Fragestellung, an der Art der Bildung des Begriffes des Teleskopauges, dass die Augen, die unter diesen Begriff fielen, ein so buntes Allerlei der heterogensten Eigenschaften darstellten? Ich glaube es war ein methodischer Fehler, der hier begangen wurde und sich sofort rächte:

Fig. 207.



Menschliches Auge und Auge von Odontostomus hyalinus bei gleicher Achsenlänge des dioptrischen Apparates übereinander projiziert.

Die Konzeption der Begriffe »Teleskopauge« war eine rein formale morphologische, das Allgemeine, Gemeinsame aber, das die Teleskopaugen verbinden sollte, war, oder sollte wenigstens, sein, daran zweifelte niemand, etwas funktionelles, physiologisches, man machte also mit der Frage nach der gemeinsamen funktionellen Eigentümlichkeit der Teleskopaugen die Voraussetzung, dass die Form ein eindeutiger einfacher Indikator des Wesens sei.

Es würde den Rahmen dieser Ausführungen weit überschreiten, wollte ich versuchen, das methodologisch so außerordentlich wichtige Problem des Verhältnisses der Form zum Wesen eines Naturobjektes in seiner ganzen Allgemeinheit hier aufzurollen. Es handelt sich für den vorliegenden Zweck zunächst nur darum, nachzuweisen, dass die Form eines Auges eine Eigenschaft ist, die man nicht ohne weiteres mit anderen Eigenschaften, vor allem nicht mit funktionellen Eigenheiten auf eine Stufe stellen kann; dass es wertlos ist, Formen von Augen einfach zu vergleichen, wenn es sich darum handelt, in das Verständnis funktioneller Zustände einzudringen.

Die morphologische Betrachtungsweise nimmt die Maße der einzelnen Dimensionen eines Auges als etwas einfach gegebenes hin: die Achsenlänge, den Bulbusdurchmesser, den Durchmesser von Cornea und Linse u. s. w. aber, wie verschieden kann sich ein solcher Wert zusammensetzen!

Zunächst muss betont werden, dass ein Teleskopauge bei einem Linsenauge und einem Komplexauge der Arthropoden etwas fundamental verschiedenes bedeutet. Ein langes Komplexauge giebt hellere Bilder, als ein kurzes, ein langes Linsenauge giebt durchaus nicht immer hellere Bilder als ein kurzes: Für das Komplexauge war CHUN's Deutung des Teleskopauges als Dunkelauge gedacht und trifft hier sicher in weitem Umfange das richtige, für Linsenaugen liegen die Dinge ganz anders.

Wie verschiedenes hier ein Auge bedeuten kann, dessen Achse den Äquatorialdurchmesser wesentlich an Länge übertrifft, also ein Teleskopauge ist, geht wohl am besten aus einer Analyse der Zusammensetzung der Achse hervor.

Die Achsenlänge, die physiologisch in Betracht kommt, ist ganz etwas anderes als die äußere Achse, bei der die ganze Dicke der Sklera mitgemessen wird, die so äußerst variabel ist. Auch der Vorderpol der Cornea ist vom funktionellen Standpunkte aus nur für die Lufttiere der vordere Begrenzungspunkt für die Achse, bei Wassertieren ist es erst der vordere Linsenscheitel. Der wesentlichste Unterschied aber zwischen dem morphologischen Begriff des Teleskopauges und dem physiologischen des Dolichoskopauges (s. oben) tritt hervor, wenn man das Verhältnis der Achsenlänge des dioptrischen Apparates zur Brennweite in Betracht zieht.

Aus der Tabelle dieses Wertes, die oben gegeben wurde, ersieht man, dass die Teleskopaugen durchaus nicht immer dolichoskope sind. Das erläutert vielleicht noch besser Fig. 207. Hier ist in den Schnitt des menschlichen Auges das Auge eines Tiefseefisches mit typischem Teleskopauge (Odontostomus hyalinus) eingezeichnet, und zwar so, dass die Länge der Achse des dioptrischen Apparates für beide gleich genommen wurde.

Man sieht daraus, dass das menschliche Auge, das nur wenig von der Kugelgestalt abweicht, ein ausgesprochenes Dolichoskop ist, während das Auge von Odontostomus zwar ein Teleskopauge, dabei aber ein typisches Brachyskop ist. Darauf, dass das Teleskopauge gegenüber dem normalen Fischauge durchaus nicht besonders »lang« ist, d. h. durchans keine besonders große Brennweite hat, hat auch FRANZ (224) kürzlich hingewiesen.

Wodurch das Teleskopauge seinen Habitus erhält, das ist nicht eine Veränderung der Brennweite, sondern eine Einschränkung des Blickfeldes, die stark ausgebildeten Teleskopaugen (Linsenaugen) sind Engwinkelaugen.

III. Die Lichtsinnorgane im Verbande des Organismus.

1. Die Augengröße.

§ 145. Wenn wir die Sehorgane als Teile von Organismen betrachten, so ist die erste Frage: Welchen Anteil nehmen, quantitativ betrachtet, die Lichtsinnorgane am Aufbau des ganzen Organismus?

Das menschliche Auge, das uns als ein großes Auge erscheint, hat ein Volumen (der einzelne Bulbus), das kleiner als 1 : 10000 des ganzen Körpervolumen ist, das Verhältnis des Bulbusdurchmessers zur Steißscheitellänge des Menschen beträgt etwa 1 : 30. Dieser letztere Wert kann leichter zur Charakteristik der Augengröße verwandt werden, da er leichter zu erhalten ist, als das Verhältnis der Volumina. Die relative Augengröße ist nicht etwa deshalb organologisch interessant, weil sie gestattete, auf die funktionelle Bedeutung des Organs für den Gesamtorganismus einen Schluss zu ziehen. Ein solcher Schluss würde ganz verfehlt sein. Die relativ größten Augen, die wir überhaupt kennen, kommen bei marinen Copepoden vor, bei denen die Funktion der Lichtsinnorgane sicher keine im Lebensablauf dominierende Rolle spielt. Corycaeus und Copilia haben Augen, die mehr als die Hälfte der ganzen Körperlänge messen und deren rezipierender Teil doch nur aus einigen wenigen Lichtsinnzellen besteht, die kaum sehr differenzierte Impulse für die Bewegungsorgane entsenden werden.

Bei dem Vergleich der Augengröße und Körpergröße von Tieren zeigen sich vielmehr wieder deutlich einige Bedingungen erfüllt, die wohl als allgemeine regulierende für das Verhältnis von Organen zu einander angesehen werden dürfen: Es bestätigt sich immer wieder die Erfahrung, dass, wie auch in vielen anderen Fällen, für die funktionelle Bedeutung des Auges nicht seine relativen, sondern seine absoluten Dimensionen maßgebend sind, oder, wenn man dieselbe Erfahrung vom Standpunkte der (phylogenetisch gedachten) Umwandlung der einzelnen Formen ineinander aussprechen will: dass nie eine proportionale Vergrößerung oder Verkleinerung aller Organe erfolgt, wenn sich die Gesamtgröße, die Masse eines Organismus erheblich ändert.

Unter gleichen oder ähnlichen Lebensbedingungen haben die kleineren Tiere stets die relativ größeren Augen. Als Beispiel mögen die Wassersäugetiere aufgeführt werden.

	Länge der Tiere in m	Größter Augendurchmesser zu Länge
Otaria jubata	1,3	1 : 43
Phocaena communis . . .	1,3	1 : 50
Macrorhinus leoninus . . .	3,3	1 : 55
Delphinapterus leucas . . .	5,0	1 : 70
Hyperoodon rostratus . . .	7,5	1 : 100
Balaenoptera physalus . .	22,0	1 : 200

Die Tabelle zeigt deutlich, wie bei einer Größendifferenz der ganzen Tiere, die in den extremen Fällen 1 : 17 beträgt, die Dimension der Augen nur um das 4fache wächst, und wenn man in diesen Fällen nicht

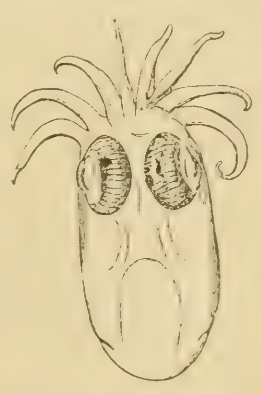
die äußeren Durchmesser vergleicht, sondern die Dimensionen der Innenräume, so ist das Blauwalauge nur wenig mehr als doppelt so groß (linear), wie jenes der Seelöwen (Otaria).

Wenn man aus der relativen Größe eines Auges auf eine veränderte funktionelle Bedeutung schließen will, so ist das nur bei etwa gleich großen Tieren gerechtfertigt.

Wenn z. B. bei Pomatomus telescopium der Augendurchmesser sich zur Körperlänge wie 1 : 10 verhält, während andere Fische ähnlicher Größe Verhältnisse von etwa 1 : 80 bis 1 : 100 (z. B. Acipenser) aufweisen, so spricht das wohl deutlich für besondere funktionelle Inanspruchnahme, die in diesem Falle durch das Leben in tiefen (dunklen) Wasserschichten gegeben sind.

Wenn dagegen bei einem kleinen Cephalopoden (Sepiola rondeletii, s. Fig. 208) der Augendurchmesser 1 : 3,5 der Körperlänge beträgt, so ist sowohl der Schluss ungerechtfertigt, dass dieses Auge für seinen Träger eine höhere Bedeutung hätte, wie ein relativ kleineres Auge bei den größeren Formen derselben Klasse, z. B. Octopus, Loligo, Sepia, wie auch der Schluss auf eine relativ höhere Funktion des Auges der Tintenfische etwa gegenüber den Fischen.

Fig. 208.



Sepiola rondeletii. Natürliche Größe. Nach Beer. Zeigt die bedeutende relative Größe der Augen dieser kleinen Form.

Die relativ so bedeutend entwickelten Augen vieler Tiefseefische, die Brauer uns kennen gelehrt hat, gehören durchweg Formen an, die über einige Centimeter Länge kaum hinauskommen.

Der Schluss von einer quantitativ geringen Entwicklung eines Sehorgans auf geringe Leistung ist erst dann gerechtfertigt, wenn bei gleicher Größe die Augen als »klein« auffallen.

So finden wir bei Teleostiern mit ihren im allgemeinen mittelgroßen Augen eine Reihe von Formen mit ausgesprochen kleinen Augen, z. B. Mastocembalus argus, Rhychobdella aculeata, Amblyopus broussonetii, Gymnarchus niloticus. Beim Genus Ophichthys sind bei O. coluber (aus Amboina) die Augen noch gut ausgebildet, bei O. serpens (aus Sydney) schon sehr klein, bei O. imberbis (Neapel) ganz außerordentlich klein, und bei O. caecus (Mittelmeer) kaum noch zu sehen.

Bei Amphibien variiert die relative Augengröße im allgemeinen nicht stark, die relative Größe des Froschauges kann als typisch für die Anuren, jene des Tritonauges als typisch für die Urodelen angesehen werden.

Um so mehr fällt die geringe Augengröße unter den Urodelen bei Menobranchus und Cryptobranchus, unter den Anuren bei Pipa americana auf.

Von den Reptilien sei nur Lepidosternon genannt, dessen winzige Augen unter der Haut fast verborgen sind. Wir nähern uns hier schon den rudimentären Augen.

§ 146. Der Begriff eines rudimentären Auges umfasst zweierlei Dinge, die durchaus auseinander gehalten werden müssen.

In erster Linie handelt es sich um einen morphologischen Begriff.

Man nennt ein Auge rudimentär, wenn es nicht die Organisationshöhe in der formalen Ausgestaltung seiner Teile erreicht, wie sie auf Grund der phylogenetischen Stellung des Tieres zu erwarten ist, und wie sie vielleicht bei nahe verwandten Formen zur Beobachtung kommt.

Diese Art des Rudimentärwerdens bezieht sich in erster Linie auf die Hilfsapparate, die ganz fortfallen können, oder eine derartig geringe Ausbildung erfahren, dass auch funktionell von ihnen nichts mehr zu erwarten ist, sie bezieht sich vielfach gar nicht oder nur in geringem Maße auf die specifischen Elemente und den centralen Anteil der Netzhaut, vielmehr liegt die Möglichkeit in vielen Fällen sehr nahe, dass in ihnen sogar Anpassungen an das Sehen bei ganz schwacher Beleuchtung stattgefunden haben.

Ganz anders liegen die Dinge, wenn man den Begriff des rudimentären Auges als einen physiologischen fasst, dann gehört in erster Linie zu ihm die Leistungsunfähigkeit der Sinneszellen und der centralen Verbindungen.

Ob in diesem Sinne rudimentäre Augen vorkommen, und bei welchen Formen, das wird sich schwer beweisen lassen.

Die Bedingungen für das Rudimentärwerden in morphologischem Sinne sind gegeben, sobald durch dauernden Aufenthalt im Dunkeln oder in Lebensbezirken, in denen nur ganz minimale Lichtmengen vorhanden sind, die funktionellen Anforderungen an die Hilfsapparate verschwindend gering werden.

Dass trotzdem nicht sofort die geringe funktionelle Inanspruchnahme in morphologisch nachweisbaren Veränderungen (Entwicklungshemmungen u. s. w.) der Hilfsapparate ihren Ausdruck findet, zeigt das Beispiel der amerikanischen Höhlenfische aus der Familie der Amblyopsidae. Unter ihnen ist eine Form, Chologaster agassizii, die in Kentucky und Tennessee in unterirdischen Strömen lebt und trotzdem ebenso gut ausgebildete Augen aufweist, wie ihre oberirdischen Verwandten Chologaster cornutus und papilliferus. Dagegen zeigen die drei anderen subterranen Formen: Amblyopsis spelaeus, Typhlichthys subterraneus und Troglichthys rosae weitgehende Rückbildungen ihrer Sehorgane (Eigenmann 153).

§ 147. Im Anschluss an die rudimentären Augen soll hier auch mit einigen Worten das eigenartige Parietalorgan einer Anzahl Reptilien erwähnt

werden. Außer den bekannten Fällen von Hatteria punctata, Lacerta agilis und Anguis fragilis, ist dies Organ noch bei einer Reihe Reptilien auffallend stark entwickelt, z. B. bei Cyclodus gigas und C. nigroluteus, bei Trachysaurus rugosus, Tropidolepisma major, Grammatophora muricata u. a.

Unter einer pigmentfreien Stelle des Integumentes auf dem Scheitel der erwähnten Tiere liegt ein Organ, das durch seine nervöse Verbindung mit dem Centralnervensystem (Ganglion habenulae) als Sinnesorgan erscheint. Der Nachweis, dass es sich um ein Organ des Lichtsinnes handelt, steht insofern aus, als es nicht gelungen ist, durch Belichtung Reaktionsbewegungen von dem Parietalorgan aus zu erhalten (Spencer, Novikoff), was aber bei der untersuchten Form (Lacerta) auch durch Belichtung der Augen nicht gelungen ist (vielleicht wegen mangelnden Ausschlusses hemmender Reize?). Dagegen hat Novikoff (228) Pigmentwanderung unter dem Einfluss des Lichtes in den Pigmentzellen festgestellt, die die Sinneszellen begleiten (für Lacerta und Anguis).

Die Sinneszellen haben keinerlei Ähnlichkeit mit den Lichtsinnzellen der paarigen Wirbeltieraugen. Besondere Differenzierungen, die zur Rezeption des Lichtes in Beziehung gebracht werden könnten, bestehen nicht. Ein Saum von Fasern, der an der vitralen Fläche der Zellen nachzuweisen ist und sie Flimmerzellen ähnlich erscheinen lässt, ist wohl nicht als specifischer Bestandteil anzusehen, sondern steht in Beziehung zu der Füllmasse (»Glaskörper«), der das Innere der Blase erfüllt.

2. Beziehungen des Auges zum übrigen Körper.

§ 148. Von den mannigfaltigen Beziehungen des Auges zum übrigen Körper seien hier nur einige paradigmatisch erwähnt.

Fangen wir mit einer ganz äußerlichen Beziehung an, so ist höchst auffallend die Übereinstimmung in der Zeichnung der Iris einiger Teleostier mit der Zeichnung der umgebenden Haut.

Bei Acanthurus triostegus Bl. (Sumatra) zieht einer der braunen (Spiritusexemplar) Streifen, die den Körper zeichnen, über die Iris hinweg. Er geht fast genau senkrecht von oben nach unten und ist auf der Iris nur etwas weniger scharf begrenzt, wie auf der Körperdecke. Der nasale Iristeil ist unregelmäßig pigmentiert und viel schwächer als die Binde, der temporale zeigt nur einzelne Pigmentflecken.

Bei Acanthurus velifer Bl. (Palau) zieht eine sehr schön ausgebildete dunkelbraune Binde von oben nach unten über die Iris.

Weitere Beispiele dieser Art liefern die Genera Chelmo und Chaetodon. Bei Chaetodon-vittatus zieht die Pigmentbinde schräg von dorsal temporal nach ventral nasal. Die Cornea ist natürlich pigmentfrei, die Iris aber

zeigt scharf umschrieben die Pigmentbinde. Der übrigbleibende Teil der Iris ist nasal gelbbräunlich gefärbt, wie die umgebende Körperdecke, temporal ist er lebhaft hellgelb, heller als die Umgebung. Bei einer anderen Chaetodon-Species ist dieser temporale Irisabschnitt rot, eine Farbe, die sonst nicht am Auge oder in dessen Umgebung vorkommt.

Bei Ch. striatus setzt sich die Binde nicht nur über die Iris fort, sondern ist auch auf der Conjunctiva bis in die Randpartien der Cornea hin durch Pigmentierung angedeutet.

Es ist nicht leicht, sich ein Bild von der Art des Geschehens zu machen, das in zwei so weit voneinander verschiedenen Geweben, wie Irisstroma und Epidermis, dieselbe räumliche Anordnung des gleich gefärbten Pigments zu stande bringt.

§ 149. Für die Beziehungen der Augen zu den umgebenden Geweben und Organen ist die Entwicklung einer mehr oder weniger abgeschlossenen Augenhöhle charakteristisch.

Ein so vollständiger Abschluss, wie ihn einige höhere Säugetiere zeigen, erlangt die Orbita höchst selten. Die Affen (exklusiv der Halbaffen) haben eine noch vollständiger knöchern begrenzte Orbita, als der Mensch, indem bei ihnen die Fissura orbitalis inferior noch enger und kürzer ist. Bei den meisten Tieren ist der Abschluss viel unvollständiger, die Orbita hängt weit mit der Schläfengrube zusammen, stellt fast nur einen vertieften vorderen Abschnitt derselben dar, und auch gegen die Rachenhöhle fehlt oft ein fester Abschluss, die Trennung besorgen Weichteile, besonders die Musculi pterygoidei (Leuckart 24).

Für die Gestaltung der knöchernen Orbita sind nicht nur Momente maßgebend, die sich auf das Auge beziehen, denn außer dem Schutz des Bulbus dient die knöcherne Begrenzung der Augenhöhle auch der Verbindung des Oberkiefergerüstes mit dem Schädel, eine Verbindung, die um so stärker in Anspruch genommen wird, je größer die Beißkraft der Tiere ist. So haben z. B. Säugetiere, das Krokodil, Schildkröten vollständigere knöcherne Verbindungen, als etwa Vögel. Nur bei solchen Formen findet sich ein Processus frontalis ossis zygomatici (Leuckart 24).

Rücken die beiden Orbitae dicht aneinander, so dass die interorbitale Stütze schwach wird, wie bei Mensch und Affen, so muss die seitliche Stütze verstärkt werden. So fehlen die äußeren Augenhöhlenstützen gelegentlich bei kleinen Säugern (Nager, Insectivoren), da diese besonders breite und solide interorbitale Kieferstützen haben. Bei Raubtieren sind der Processus frontalis und zygomaticus nur bindegewebig verbunden, nicht stützend fest (Leuckart 24).

Über die Lagebeziehungen der Orbitae zu Schädelhöhle und Nasenhöhle führt Leuckart (24) folgendes aus:

»Die Orbita (des Menschen) ist ganz von der Schädelhöhle überlagert. Schon bei den Affen tritt die Schädelhöhle zurück, so dass der obere Augenhöhlenrand in ziemlich großer Ausdehnung von einer vorspringenden Knochenplatte gebildet ist. Nasenhöhle und Schädelhöhle weichen immer mehr auseinander, an der Grenze beider Regionen liegen die Orbitae, so eingeschoben, dass die Schädelhöhle nach hinten und oben, die Nasenhöhle nach vorn unten sich ihr anlagert. Gleichzeitig nähern sich die Foramina optica so, dass sie endlich zu einer gemeinsamen Öffnung zusammenfließen wie bei Antilopen, Moschustier, Hasen u. s. w. Doch tritt dies nur bei Mammalien ein. Bei niederen Wirbeltieren liegt der Augenteil des Kopfes als eigene Region, die den ganzen Querschnitt des Kopfes für sich in Anspruch nimmt und Nasen- und Hirnregion trennt [Ausnahme: Amphibien und Plagiostomen, deren Orbitae zu den Seiten des Hirns liegen], so bei Vögeln, Eidechsen, Krokodilen, Schildkröten und Knochenfischen, deren Orbitae in der Mittellinie aufeinanderstoßen und nur dünne knöcherne oder knorplige Scheidewand zwischen sich nehmen, die wohl als die verwachsenen vorderen Keilbeinflügel anzusehen sind. Auf der oberen First dieser Platte zieht ein Kanal, der den Olfactorius enthält.«

Die relative Größe der Orbita im Vergleich zum Bulbus ist sehr verschieden. Bald liegen, wie bei den Eulen, die Augen wie eingemauert in der Knochenhöhle, bald ist diese gewaltig weit und beherbergt nur einen kleinen Bulbus, wie es nicht nur bei rudimentären Augen vorkommt, sondern in sehr auffälliger Weise z. B. beim Walross.

Die weitgehende Unabhängigkeit zwischen Gestaltung des Bulbus und der Orbita, die sich besonders in der ganz verschieden starken Reduktion beim Rudimentärwerden zeigt, wird verständlich, wenn wir daran denken, dass für die Gestaltung der Orbita durchaus nicht nur die Anforderungen des Schutzes des Bulbus maßgebend sind.

§ 150. Ein Organ, das uns anatomisch einheitlich und scharf abgesetzt gegen seine Umgebung erscheint, braucht deswegen nicht einer einzigen einheitlichen Funktion zu dienen, sondern kann funktionell höchst verschiedenwertige Gebilde enthalten.

Beim Auge sind wir nicht gewohnt, andere Sinnesapparate in ihm entwickelt zu finden als diejenigen, die im Dienste der Lichtrezeption stehen.

Um so auffallender ist der Befund eines völlig vom Sehepithel getrennten, genetisch mit ihm zusammenhängenden Sinnesepithels, das bei Denticeten in das Corpus ciliare eingesenkt liegt. Ringsum von Pigment umhüllt kann das Licht dieses Organ nicht treffen, also nicht der adäquate Reiz für sein Funktionieren sein.

Seinem Bau nach ist es der Retina sehr ähnlich, doch sind die Sinneselemente gänzlich von denen der Netzhaut verschieden gestaltet. Der

Nachweis dieses Organs bei Erwachsenen ist bisher nur bei Hyperoodon rostratus gelungen, die Entwicklung aus einer Retinaausstülpung konnte bei Embryonen von Delphinapterus leucas verfolgt werden (Pütter 185a).

Über die Funktion dieses Sinnesorgans können natürlich nur Vermutungen bestehen. Mancherlei Wahrscheinlichkeitsgründe sprechen dafür, dass wir es mit einem Organ zu thun haben, für das der hydrostatische Druck den adäquaten Reiz bildet, dass also den Walen eine Schätzung der Wassertiefe ermöglicht, in der sie sich befinden.

Morphologisch in mancher Beziehung ähnlich und funktionell ebenso unklar sind eine Reihe von Bildungen, die Brauer bei Tiefseefischen gefunden hat. Es handelt sich teils um Einstülpungen von Retinastücken (Gigantura chuni) im Bereich des Verbindungsteils des Auges, teils um abgesprengte Retinastücke in der Nähe des Opticuseintrittes in die Netzhaut. Da sich weder über den Mechanismus der Entstehung noch über die funktionelle Bedeutung dieser Gebilde irgend etwas sagen lässt, so sei von einer Detailbeschreibung abgesehen.

§ 151. Sind schon die Beziehungen, die zwischen dem Sehorgan und dem übrigen Körper bestehen, rein anatomisch betrachtet sehr mannigfacher Art, so bietet die funktionelle Verknüpfung, die sich in der Beeinflussung der verschiedensten Leistungen zeigt, ein noch besseres Bild der unauflöslichen Einheit, die ein Organismus bildet.

Die Anatomie zeigt uns als Substrat der funktionellen Verknüpfung des Auges mit dem Centralnervensystem die gewaltige Menge von Fasern, die von den Sehcentren aus nach allen möglichen Stellen des Nervensystems ziehen. Es geht hier, wie überall bei dem Vergleich anatomischer und physiologischer Erfahrungen über das Centralnervensystem: Die Anatomie zeigt eine viel größere Anzahl von Wegen, die ein Reiz einschlagen könnte, als der physiologischen Erfahrung entspricht. Nur ein geringer Teil der thatsächlich vorhandenen Verbindungen wird, soviel wir wissen, funktionell ausgenutzt.

Die biologische Erfahrung, dass das Auge zur Regulation der Bewegungen dient, soll hier nicht weiter ausgesponnen werden, sondern durch eine Reihe von Erfahrungen über Ausfallserscheinungen nach Entfernung der Augen und über Reflexhemmungen vom Auge aus, die enge Verknüpfung scheinbar entlegener Vorgänge demonstriert werden.

Wohl die sonderbarste Erfahrung über die Wirkung völliger Blendung ist bei einer Reihe fliegender Insekten gemacht worden. Bienen z. B., denen beide Augen geschwärzt sind, steigen unaufhaltsam senkrecht in die Höhe, jede Regulation des Fluges hat aufgehört.

Der kleine Isopod Idothea beginnt, wenn ihm die Augen lackiert sind, in ganz abnormer Weise sich zu bewegen: Mit stark konkav

gekrümmtem Rücken schwimmt er umher, überschlägt sich fortwährend und dreht sich häufig um die Längsachse. Auf den Rücken gelegt zeigt er keinen Lagereflex mehr, wie normale Tiere, die sich sofort wieder umdrehen (BAUER 205).

So steht in diesen Fällen die Regulation der Bewegungsform und die Erhaltung einer bestimmten Orientierung im Raum unter der Herrschaft der Lichtsinnorgane.

Physiologisch ausgedrückt heißt das, dass vom Auge, von den Sehcentren aus, Erregungen zu der gesamten Körpermuskulatur gehen, und die Beobachtung der starken dauernden Rückenkrümmung geblendeter Idotheen spricht dafür, dass das Auge Einfluss auf die tonische Innervation der Muskeln hat.

Wer dächte bei diesem Verhalten nicht an die auffällige Analogie in der Funktion des Auges dieses Krebses zu den Leistungen des Bogengangsapparates der Wirbeltiere und auch zu denen der statischen Organe anderer Krebse (Mysis u. s. w.). Die Ausfallserscheinungen sind auffallend ähnliche.

3. Der optische Raum.

§ 152. Welche Bedeutung die Ausdehnung des optischen Raumes hat, das zeigt uns sehr augenfällig die Beobachtung der Retinitis pigmentosa. Ein Patient, der bei entarteter Netzhautperipherie aber erhaltenem centralen Sehen im stande ist, feinste Schrift zu lesen, benimmt sich fast wie ein völlig Blinder, sobald er durch die Hindernisse, die die Möbel eines Zimmers bieten, seinen Weg suchen soll. Sein optischer Raum beträgt für jedes Auge nur wenige Bogengrade, alles andere seiner Umgebung bleibt ihm verschlossen.

In seiner Bedeutung als Signalapparat für Reize, die eine Bewegungsreaktion nötig machen, steigt das Auge um so mehr, je größer der Winkel ist, der die Grenzen der Leistung bezeichnet.

Ein allseitig ausgedehnter optischer Raum hat natürlich nur da Bedeutung, wo nach allen Seiten Bewegungen ausgeführt werden können.

Wie wir es als einen ganz allgemeinen Satz hinstellen konnten, dass Lichtsinnorgane stets der Regulation von Bewegungen dienen, so ergiebt sich lediglich als anderer Ausdruck desselben Satzes, dass der optische Raum meist nur so weit reicht, wie die Bewegungsfähigkeit.

Ist diese in irgend einer Richtung eingeschränkt, so ist es im allgemeinen auch der optische Raum.

Ist der Bewegungsraum in einer Richtung bevorzugt, so liegen nach dieser Richtung auch die qualitativ besten oder bei gleichen Sinnesorganen wenigstens die meisten Rezeptoren. Die größte Ausdehnung, die der optische Raum erreichen kann, ist die von 360° in jedem Meridian, so dass

der optische Raum eine Kugel ist, in deren Mittelpunkt sich die Sehorgane befinden.

Eine derartig ausgiebige Bewegungsmöglichkeit ist aber bei sehr vielen Tieren nicht vorhanden.

So haben eine Reihe von Tieren, die sich nur einer sehr beschränkten Bewegungsmöglichkeit erfreuen, auch nur für einen kleinen Ausschnitt des Raumes Lichtsinnorgane, z. B. die Cirripeden mit ihrem rudimentären Naupliusauge, die Rotatorien, die Seesterne, die Röhrenwürmer u. s. w.

Wie wir Bewegungsfähigkeit häufig auch da fanden, wo keine Lichtsinnorgane vorhanden waren, so giebt es auch bei vielen Tieren Teile des Raumes, die ihnen wohl durch Bewegungen zugänglich sind, aus denen sie aber keine Lichtreize empfangen.

Eine Planarie z. B. kann sich im Wasser nach allen Richtungen bewegen, aber zu einer bestimmten Zeit bekommt sie nur aus einem sehr beschränkten Teil des Raumes, der vorwiegend nach vorne und vorne außen vom Tier liegt, Lichteindrücke.

Ähnlich steht es mit den Daphnien und den Copepoden, bei denen Copilia wohl das kleinste Gesichtsfeld überhaupt hat, das bei einem Tier mit höher entwickelten Sinnesorganen vorkommt.

Eine typische Art der Einschränkung des Gesichtsfeldes ist die, dass der optische Raum nur eine Halbkugel ausmacht. Bei den Medusen, die ja auf der ganzen Umbrella auch mechanisch nicht reizbar sind, fehlen nach dieser Seite, d. h. also nach der Meeresoberfläche hin, Lichtsinnorgane vollständig, nur aus dem Raum, der unter der Ebene des Schirmrandes liegt, können ihnen Lichtreize zugehen.

Im entgegengesetzten Sinne ist der optische Raum begrenzt bei Tieren, die am Boden des Meeres leben.

Für die Grundfische hat der optische Raum die Form einer Halbkugel, die auf dem Meeresgrunde ruht, z. B. bei den Flundern (Pleuronectiden), bei Lophius, Uranoscopus u. s. w. Ganz ebenso begrenzt ist der optische Raum bei den Chitonen, die Sehorgane auf ihrem Rücken tragen, z. B. Onchidium.

Für Oberflächenfische hört gewissermaßen mit der Meeresoberfläche die Welt nach dieser Seite hin auf, denn nicht nur fehlt ihnen die Möglichkeit, sich oberhalb derselben zu bewegen — wenigstens mit wenigen Ausnahmen —, noch wird es ihnen in den meisten Fällen überhaupt möglich sein, gegen den hellen Grund der total reflektierenden Meeresoberfläche Gegenstände zu sehen, die außerhalb des Wassers sind. Dasselbe trifft auch für die stationären Wassersäugetiere zu.

So dokumentiert sich eine Einschränkung des Gesichtsfeldes in dieser Richtung häufig durch die elliptische Form des Bulbus, wobei nicht selten der untere Abschnitt schwächer entwickelt ist als der obere, entsprechend der größeren Ausdehnung des Bewegungsraumes nach unten.

Derartige Asymmetrien des Bulbus sind wohl am stärksten bei Torpedo und Raja (FRANZ 207). Bei der letzteren Form beträgt der Teil des Vertikaldurchmessers, der dorsal von der Augenachse liegt, 6,2 mm, der ventrale nur 3,7 mm. Welchen Nachteil eine derartige Einschränkung für die obere Hälfte des Gesichtsfeldes bedeutet, geht besser noch aus folgenden Zahlen hervor: Auf 1 mm Retina fällt im oberen Bulbusabschnitt das Bild von 6,8° des Gesichtsfeldes, im unteren dagegen das Bild von 10°. Oberhalb der Horizontalen beträgt die Ausdehnung des Blickfeldes nur 50°, unterhalb dagegen 68°.

Weniger stark, aber auch sehr deutlich, zeigen eine Reihe Wassersäugetiere diese Asymmetrie mit geringerer Entwicklung des ventralen Bulbusteils (= dorsal Gesichtsfeldanteil).

Fig. 209.



Querschnitt durch den zusammengesetzten Kiemenocell von Branchiomma köllikeri. Nach HESSE. *ep* Unveränderte Epithelzellen.

Wir kommen mit der Erwähnung dieses Mittels zur Einschränkung des Gesichtsfeldes in bestimmter Richtung bereits auf die allgemeine Frage, in welcher Weise es überhaupt erreicht werden kann, dass das aus allen Teilen des — gleichviel ob engen oder weiten — optischen Raumes kommende Licht auf Lichtsinnorgane trifft.

Der erste mögliche Fall wäre ja, dass ein Lichtsinnorgan vorhanden wäre, das von allen Teilen des optischen Raumes zugänglich wäre. Eine solche Einrichtung kommt aber nur selten vor und meist nur da, wo der optische Raum eng begrenzt ist. Als Beispiel können wir an das mediane Pigmentbecherocell mancher Rotatorien denken. Bei Branchiomma allerdings haben wir ein (Komplex-) Auge, das einen sehr ausgedehnten optischen Raum umfasst, aber eben ein Komplexauge ist.

Die geringste Zahl von Augen, mit denen ein ausgedehnter optischer Raum beherrscht werden kann, ist zwei. Wie wir oben bei Besprechung der Winkelweite des Blickfeldes der Linsenaugen sahen, giebt es zahlreiche, die ein solches von 180° bestreichen können. Es genügt also die Kombination zweier derartiger Augen, um den ganzen Umkreis von 360° zu beherrschen. Die Angaben über die Ausdehnung des Blickfeldes bezogen

sich auf den horizontalen Meridian, in vertikaler Richtung ist die Ausdehnung meist etwas geringer, so dass hier ein Stück des Raumes ohne Versorgung mit Lichtsinnorganen bleibt.

Es soll im folgenden nur von derartig ausgedehnten optischen Räumen die Rede sein, die höchstens nach hinten oben oder hinten unten einen kleinen Defekt gegenüber dem kugligen optischen Raum haben. Die erste Möglichkeit ihn auszufüllen wurde schon erwähnt: zwei Weitwinkelaugen, die unbeweglich stehen, reichen hierzu aus. So ist es bei vielen Fischen und bei den Walen, deren Augen fast genau seitlich stehen und große Blickfelder haben. Die wenig ausgiebigen Augenbewegungen, die hier überhaupt gemacht werden, haben wohl kaum eine wesentliche Bedeutung für die Erweiterung des Gesichtsfeldes. Auch eine Beweglichkeit des Kopfes (Halses) ist nicht vorhanden.

Betrachten wir zunächst solche Fälle, wo durch keinerlei Bewegungen der Augen eine Vergrößerung des Gesichtsfeldes bewirkt wird, so finden wir weiter Beispiele, dass der optische Raum anstatt durch zwei Weitwinkelaugen durch eine größere Anzahl Engwinkelaugen beherrscht werden kann. Bei Salticus z. B. sind die beiden Stirnaugen (Fig. 169) typische Engwinkelaugen, die in der Richtung der Körperachse (Bewegungsrichtung) und deren nächster Umgebung wirken, während sechs weitere Augen auf den übrigen Umkreis des Gesichtsfeldes verteilt sind.

Bei Onchidium werden hunderte kleiner sehr engwinkliger Sinnesorgane verwendet, um einen optischen Raum zu beherrschen, der nur eine Halbkugel darstellt, und beim Regenwurm sind Lichtsinnzellen über die ganze Körperoberfläche, nur in verschiedener Dichtigkeit, verbreitet, deren jede also von einem kleinen Ausschnitt des ausgedehnten optischen Raumes maximale Lichtintensität erhält.

Statt dieser Einrichtung, wo dasselbe Sinnesorgan stets auf denselben Raumteil (in Beziehung auf den Organismus) gerichtet ist, findet sich die Einrichtung sehr verbreitet, dass ein erheblicher Teil des Gesichtsfeldes nur dadurch in Beziehung zum Organismus gesetzt wird, dass Lichtsinnorgane ihn von Zeit zu Zeit absuchen.

Worin dieser Vorteil gegenüber den, für alle Teile des Gesichtsfeldes feststehenden Sinnesorganen liegt, ist schwer zu sagen.

Die Möglichkeit, dass zwar physikalisch ein relativ ausgedehntes Bild entworfen wird, dass aber nur für ein kleines Stück des Bildes rezipierende Elemente vorhanden sind, die durch ihre Bewegung das Bild absuchen, scheint im Auge von Copilia realisiert zu sein.

Wo sonst Bewegungen vorkommen, die einer Erweiterung des Gesichtsfeldes dienen, da gehen sie mindestens am ganzen Bulbus vor sich, der zu diesem Zweck mit Muskeln versehen ist.

Die äußeren Augenmuskeln.

§ 153. Der Besitz äußerer Augenmuskeln, der alle Wirbeltiere auszeichnet, ist außerhalb dieses Stammes etwas sehr seltenes. Nur bei den Daphniden finden wir ganz isoliert die Entwicklung von vier Muskeln, die ganz so wie die Musculi recti der Wirbeltieraugen angeordnet sind und durch ihre lebhaften Kontraktionen das Auge, ein Komplexauge, das aus einer geringen Anzahl von Einzelommen besteht, in ständiger zitternder Bewegung erhalten.

Das System der Augenmuskeln, das bei den Wirbeltieren den Bewegungen dient, die für eine Erweiterung des Gesichtsfeldes in Betracht kommen, ist äußerst einförmig gebaut, überall besteht es aus den vier geraden Augenmuskeln, die in zwei aufeinander senkrechten Meridianen am Bulbus angreifen und die Bewegungen nach oben, unten, innen und außen vermitteln könnten. Thatsächlich kommen so einfache Bewegungen nicht vor, sondern in ihrer Aktion kombinieren sich die Recti stets mit den Musculis obliquis, die je ein superior und inferior eine Raddrehung des Auges bewirken.

Vergleichendes Interesse haben diese Verhältnisse zurzeit nicht, da physiologisches über dies Zusammenwirken der einzelnen Muskeln nur für die Säugetiere bekannt ist und die kleinen Unterschiede in der Art der Insertion der Augenmuskeln rein deskriptiv festgestellt werden könnten, ohne die Möglichkeit einer funktionellen Interpretation.

Außer dem System der Musculi recti und obliqui kommt sehr verbreitet bei Wirbeltieren noch das System der Musculi retractores bulbi vor, das zwar für die Erweiterung des Blickfeldes ohne Bedeutung ist, hier aber im Zusammenhang erwähnt sei.

Beim Frosch ist die Wirkung der Retraktionsmuskeln, die in der Vierzahl, ganz wie die Recti entwickelt sind, aber hinter dem Äquator, im Umkreise des Opticusaustrittes an der Sklera inserieren, sehr auffällig: Auf stärkere Reize hin zieht der Frosch seine, gewöhnlich weit aus der Orbita hervorquellenden Augen tief in den Schutz der Kopfknochen zurück.

In mehr oder weniger ausgedehntem Maße ist diese Fähigkeit vielen Wirbeltieren eigen. Nur bei den höchsten Formen, Mensch und Affen fehlt das System der Retraktoren völlig.

Sehr viel weniger weit verbreitet ist ein drittes System von vier Muskeln, die in der Längsrichtung der Orbita verlaufen, um das Foramen opticum herum ihren Ursprung haben und, den doppelten Kegel der M. retractores und M. recti umhüllend, in die Lider eindringen. Diese Musculi palpebrales, deren man auch vier unterscheiden kann, kommen bei Walen vor. Über ihre Funktion ist kaum etwas zu sagen.

Nicht überall, wo Augenmuskeln entwickelt sind, führen die Bulbi thatsächlich Bewegungen aus, oft machen, z. B. bei den Eulen, die Augenmuskeln durchaus den Eindruck rudimentärer Organe; weit interessanter aber sind Fälle, in denen bei gewaltiger Masse der gesamten Augenmuskulatur doch keine Bewegungen der Bulbi ausgeführt werden, wie es bei den Walen vorkommt. Das Walauge ruht unbeweglich auf der mächtig verdickten starren Opticusscheide, und selbst die starken Muskeln, die einzeln etwa die Stärke eines Glutaeus maximus des Menschen haben (Weber), sind nicht im stande sie zu bewegen. Beim Walross ist das Missverhältnis zwischen dem kleinen Bulbus und den gewaltig voluminösen Augenmuskeln gleichfalls höchst auffällig, so dass es in beiden Fällen nahe liegt, daran zu denken, dass hier, bei Wegfall der mechanischen Funktion der Augenmuskeln, biologisch nur noch ihre Wärmeproduktion in Betracht käme, die sie vor völliger Atrophie geschützt hat.

Fig. 210.

Homo

Cebus capucinus

Camelus

Elephas

Verhältnis der Größe der Lidspalte zur Größe der Cornea.

§ 154. Es ist schwer, quantitativ abzuschätzen, wie weit nach den Seiten hin das Gesichtsfeld durch die Augenbewegungen erweitert werden kann, aber die vergleichende Anatomie bietet wenigstens für die Säugetiere die Möglichkeit, einen Maximalwert für diese Erweiterung anzugeben. Bei den Augenbewegungen verschiebt sich die Lage der Cornea zum Lidrande und es wird von der Größe der Lidspalte abhängen, wie weit die Cornea gedreht werden kann, ohne unter den Lidrand zu kommen. Dies ist die größte Exkursion, die zum Zweck der Erweiterung des Gesichtsfeldes gemacht werden kann.

Eine so weite Lidspalte, wie sie beim Menschen entwickelt ist, findet sich nur noch selten, beim Tapir ist das Verhältnis von Corneadurchmesser und Lidspaltenlänge etwa dasselbe wie beim Menschen (1 : 2,3), auch bei

Hydrochoerus capibara findet sich eine weite Lidspalte. Beim Elefanten ist die Lidspalte sogar noch etwas ausgedehnter (1 : 3).

Bei vielen Formen ist nur nasal und temporal ein kleines Stück Conjunctiva sichtbar, während dorsal und ventral Cornealrand und Lidrand zusammenfallen. Beim Kapuzineraffen (Cebus) ist das Verhältnis von Lidspalte und Corneadurchmesser horizontal 1 : 1,3, beim Faultier ist die Lidspalte noch etwas enger, ebenso beim Kamel (1 : 1,16), und bei einer ganzen Reihe von Tieren ist überhaupt gar keine Conjunctiva sichtbar, indem der Lidrand überall bis an den Cornealrand heranreicht, oder ihn sogar übergreift.

Als Beispiele für das erstere seien genannt: Cercoleptes caudivolvulus (Wickelbär), Nycthicebus cinereus, Pterodicticus potto, Myrmecophaga jubata.

Dass der Lidrand sogar über den Cornealrand übergreifen kann, zeigt der Fall des Kamels und des Seehundes.

Bei den Tieren mit enger Lidspalte, die nur eben für die Cornea Platz bietet, muss die Bedeutung der Augenbewegungen zur Erweiterung des Gesichtsfeldes völlig in den Hintergrund treten, wofür entweder das Blickfeld des einzelnen Auges sehr groß ist (Seehund), oder Kopfbewegungen das Gesichtsfeld funktionell erweitern (z. B. Antilopen).

Die Verbreitung von Bewegungseinrichtungen für ein Sehorgan ist eine beschränkte, fast nur bei den Wirbeltieren spielt sie eine bedeutendere Rolle, und auch hier werden, besonders bei den Vögeln, die Augenbewegungen durch Bewegungen des ganzen Kopfes unterstützt. Diese letztere Methode, ein größeres Gesichtsfeld abzusuchen, ist besonders bei den Insekten weit verbreitet.

Die Bewegungen, die eine Fliege auf Lichtreize hin mit dem Kopf ausführt, entsprechen durchaus den Augenbewegungen von Wirbeltieren.

Rádl (194a) beobachtete an einer Asilide (Raubfliege), Laphria flava, dass sie den Kopf um 90° drehen konnte und mit Hilfe dieser Bewegungen vorbeifliegende Insekten verfolgte. Dasselbe gilt auch von Libellen (z. B. Gomphus forcipatus).

§ 155. Es war bisher noch nicht von einer sehr wichtigen Eigenschaft des optischen Raumes die Rede, von seiner Anhomogenität.

Stellt schon der optische Raum eine Einschränkung des geometrischen Raumes dar, so ist er in seiner Ausdehnung keineswegs überall gleichwertig. Wir kennen kein vielzelliges Sehorgan, bei dem alle Sehelemente funktionell gleichwertig wären, stets sind bestimmte Stellen von anderen ausgezeichnet.

Wie weit verbreitet für das einzelne Sehorgan solche ausgezeichneten Stellen, Areae centrales, sind, wurde bei der Lehre vom Lichtsinnepithel dargestellt, hier handelt es sich um die Anhomogenität des optischen

Raumes, die durch das Zusammenwirken mehrerer, eventuell verschieden ausgebildeter Augen zu stande kommt.

Am auffälligsten treten solche Anhomogenitäten in der Verteilung der Facetten des Insektenauges auf einzelne Teile des Raumes hervor.

Nicht immer gehen die Unterschiede so weit, wie bei den Männchen der Ephemeriden (s. Tafel 10), bei denen ein gesondertes stark entwickeltes Stirnauge, das Superpositionsbilder giebt, und ein kleines Seitenauge mit Appositionsbildern besteht.

Völlig geteilte Augen, und zwar stets in horizontaler Richtung voneinander getrennt, so dass Dorsal- und Ventralteil des optischen Raumes stark voneinander unterschieden sind, fand Zimmer (150) noch bei einer Reihe Insekten, z. B. den Dipterengattungen Pentethria, Dilophus, Bibio, Spania, Chrysopila, Callomyia. Unter den Neuropteren ist eine solche Teilung bei Ascalaphus bekannt.

Nach Rádl (194 a) ist, wenn auch nicht eine völlige Teilung der Augen, so doch wenigstens ein erheblicher Unterschied der Ausbildung nach den verschiedenen Richtungen des Raumes, sehr verbreitet.

Bei Käfern kommen ganz rundliche Augen nur selten vor, z. B. bei den Carabiden, bei anderen sind sie länglich oval, so bei Hydrophilus, bei dem die eine Hälfte des Auges nach oben, die andere ganz nach unten gerichtet ist. Der Taumelkäfer (Gyrinus) hat zwei kleine wenig gewölbte Augen, die nach oben gerichtet sind, und zwei größere stärker gewölbte, die nach unten stehen. Beide sind durch einen breiten Saum getrennt. Bei den Hymenopteren hat Polistes ein vollständiges Doppelauge, bei Hemipteren kommen nur unvollständig geteilte, nierenförmige Augen vor (Pentatoma, Aelia, Strachia, Phytocoris u. s. w.). Bei den Orthopteren pflegt der obere Teil des Auges anders gefärbt zu sein, wie der untere.

Bei den Krebsen bieten die Phronimiden, Sergestiden, Euphausiden und Polyphemiden (Miltz 158) genug Beispiele für diese auffällige Differenz zwischen dorsalem und ventralem Sehraume.

Die biologische Bedeutung ist kaum eine einheitliche.

Bei Gyrinus steht die Teilung der Augen wohl zu der Art der Bewegung dieses Käfers an der Wasseroberfläche in Beziehung, indem die kleinen Dorsalaugen in Luft, die größeren Ventralaugen im Wasser gelegen sind (Taschenberg), so dass dieser Käfer ganz ähnlich wie das surinamische Vierauge (Anableps tetrophthalmus) zugleich in beiden Medien sieht.

Bei den Ephemeriden und auch bei den Dipteren kommt die Trennung der Augen nur bei den Männchen vor (Zimmer 150), so dass an eine Bedeutung der besonderen Ausbildung der Stirnaugen im Geschlechtsleben zu denken ist, vielleicht in Beziehung zu der verschiedenen Bewegungsform der Männchen und Weibchen.

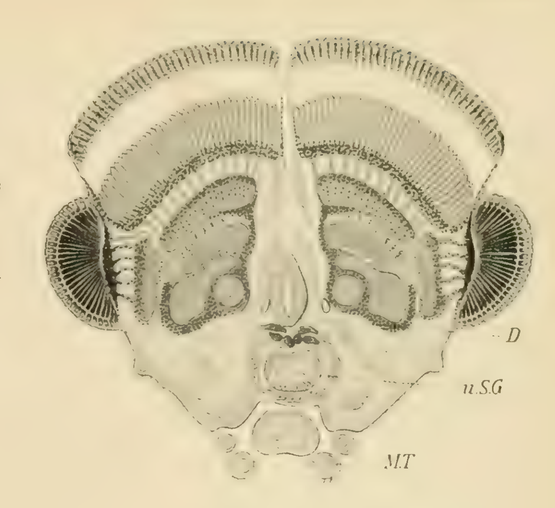


Fig. 1.
Schnitt durch den Kopf des ♂ von Cloë fuscata L nach C. Zimmer.
Vergr. 1 : 54.
Der Schnitt zeigt die stark entwickelten Stirnaugen und die kleinen Seitenaugen des Männchens.

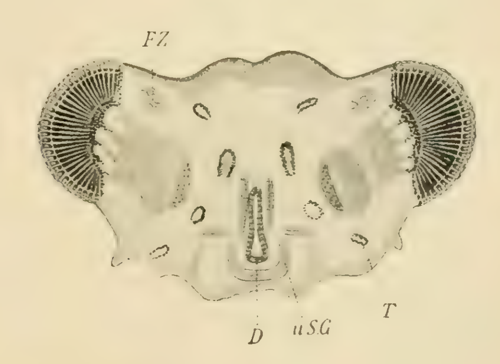


Fig. 2.
Schnitt durch den Kopf des ♀ von Cloë fuscata L, dem die Stirnaugen fehlen, nach C. Zimmer.
Vergr. 1 : 54.

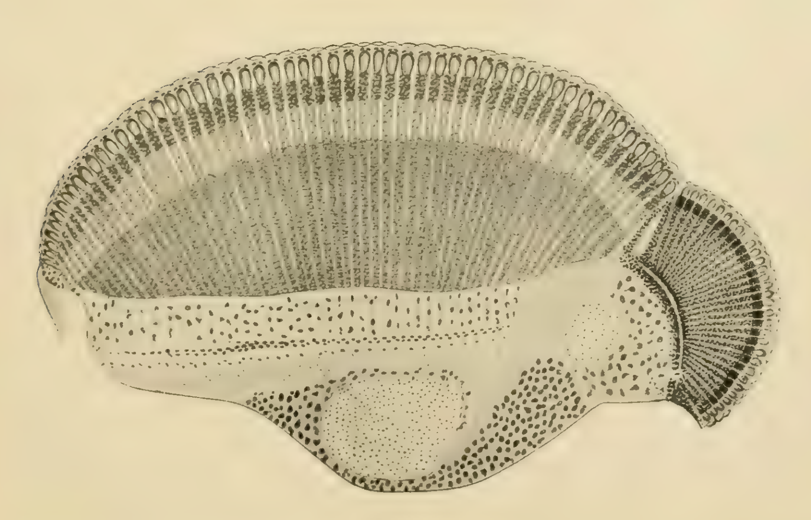
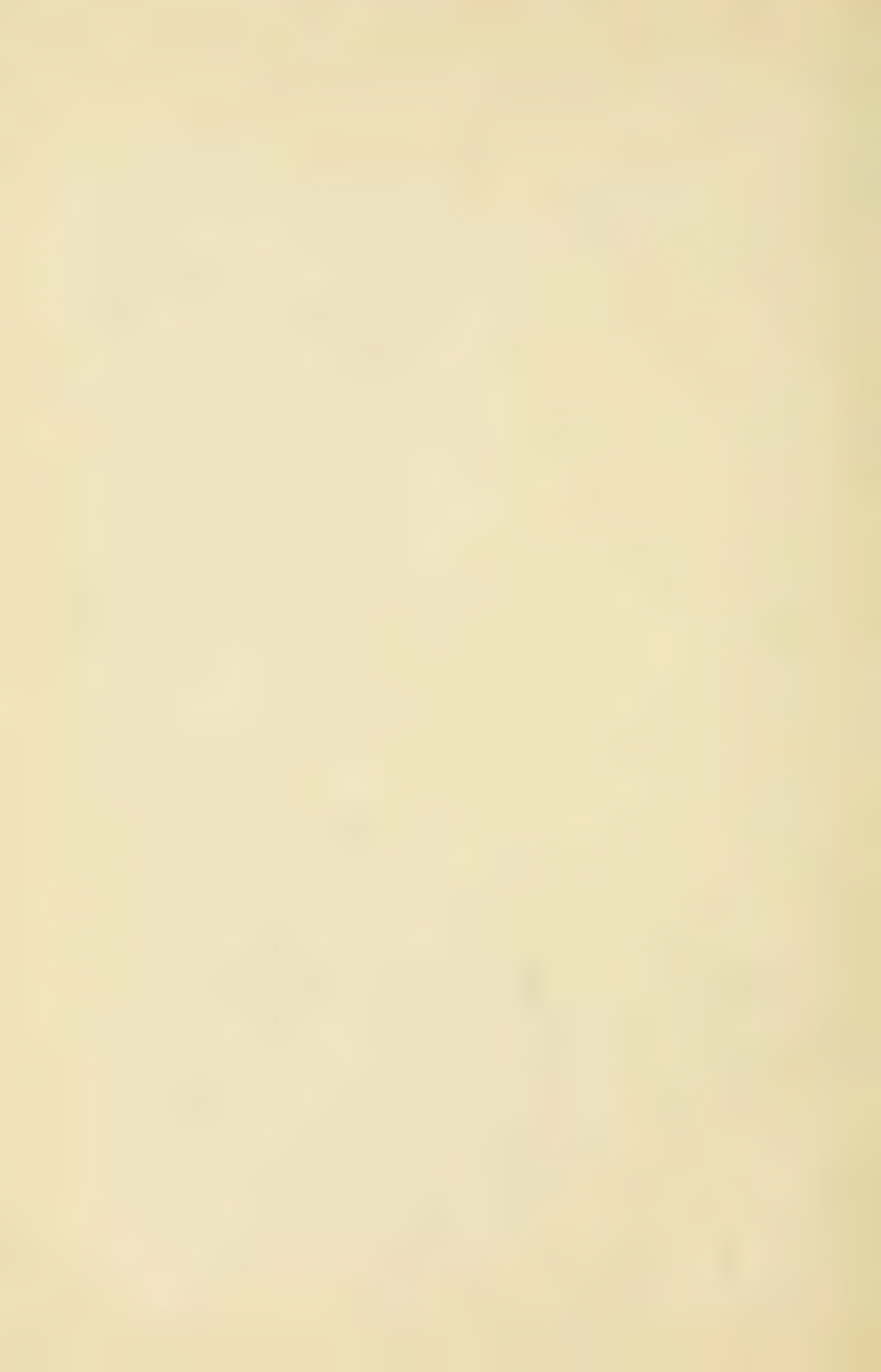


Fig. 3.
Schnitt durch den Kopf des ♂ von Potamanthus brunneus Pict. mit Stirn- und Seitenauge nach C. Zimmer. Vergr. 1 : 111.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Ob die Ausbildung besonders langgliedriger Facettenaugen bei den genannten Krebsfamilien mit der Ausbildung einer räuberischen Lebensweise, oder mit der Anpassung an das Sehen bei schwacher Beleuchtung zusammenhängt, oder noch andere Gründe hat, mag dahinstehen.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass bei Insekten noch eine andere Anhomogenität des optischen Raumes dadurch zu stande kommt, dass Gegenstände bestimmter Raumteile von zwei Komplexaugen gleichzeitig gesehen werden, also etwas, was dem binokularen Sehen bei Wirbeltieren entsprechen würde, doch wissen wir darüber nichts.

Bei den Wirbeltieren dagegen spielt diese Art der Anhomogenität des Raumes eine sehr bedeutende Rolle, auf die wir etwas näher eingehen müssen.

Das binokulare Gesichtsfeld der Wirbeltiere.

Kann auch in letzter Linie nur das Experiment entscheiden, wie groß der Anteil des Gesichtsfeldes ist, in dem binokular gesehen werden kann, so giebt doch schon der Vergleich der Richtung der Augenachsen, bei gleichzeitiger Kenntnis der Größe des Blickfeldes des einzelnen Auges, eine genäherte Kenntnis dieser Größe.

Das Auge ist dem Organismus an bestimmter Stelle und in bestimmter Weise eingefügt und selbst in seiner quantitativen Entwicklung in Korrelation zur Entwicklung des ganzen Organismus.

Es würde zu weit führen, für das ganze Tierreich die Beziehungen zwischen Augenstellung und Bewegungsrichtung u. s. w. durchzuführen, einige Angaben hierüber finden sich in dem Kapitel über das Gesichtsfeld. Hier soll nur für die Wirbeltiere die Richtung der Augenachsen betrachtet werden.

Funktionell, und zwar für das binokulare Sehen, und die Ausdehnung des Gesichtsfeldes sind die Richtungen der Sehachsen der beiden Augen maßgebend, die wir aber nur in wenigen Fällen mit Sicherheit kennen.

Johannes Müller (1) bestimmte daher den Winkel, den die Ebenen der Augenhöhlenränder miteinander bilden, und schloss hieraus auf die Divergenz der Augenachsen, unter der Voraussetzung, dass letztere senkrecht auf der genannten Ebene stehen.

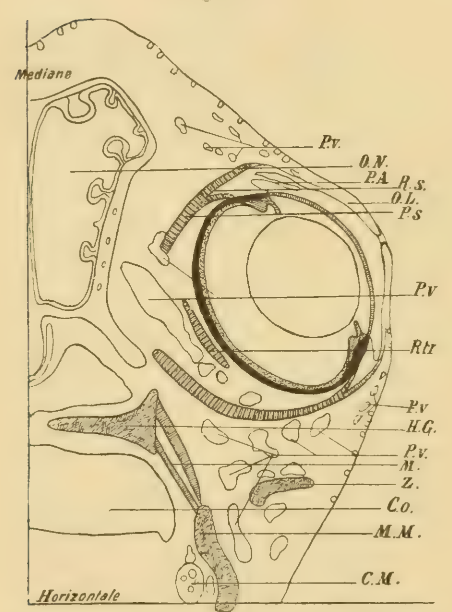
Seine klassischen Bestimmungen ergaben eine Reihe von Mittelwerten für die verschiedenen Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere, die in der folgenden Tabelle mitgeteilt seien und aus denen man ersieht, wie groß der Winkel des binokularen Gesichtsfeldes ist.

Konvergenz der Ebenen der Orbitalränder, als Maß für den Umfang des binokularen Gesichtsfeldes nach Johannes Müller:

Siminae und Prosiminae	105—158°
Vespertilionina	52—92°
Insectivoren	53—111°
Carnivoren	84—114°
Pinnipedier	54—113°
Cetaceen	15—39°
Perissodactylen	37—62°
Artiodactylen	42—79°
Rodentia	28—81°
Edentata	6—71°

Bei den Vögeln differiert der Winkel von 10—74°, wobei Werte, die größer wie 45° sind, nur bei den Eulen beobachtet werden.

Fig. 211.



Frontalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Phoca groenlandica.
Zeigt die Richtung der Augenachse schräg aufwärts.
P.v. Plexus venosus; *O.N.* Nasenraum; *P.A.* Palpebra tertia; *R.s.* Rectus superior; *O.L.* Oberlid: *P.s.* Palpebralis superior; *Rtr.* Retraktor; *H.G.* harter Gaumen; *M.* Muskeln; *Z.* Zygomaticum; *C.o.* Mundhöhle; *M.M.* Mandibula; *C.M.* Meckel'scher Knorpel.

Unter den Reptilien sind die beobachteten Winkel für:

Chelonier . .	43—73°
Saurier	13—35°
Ophidier . . .	22—39°

Bei den Amphibien haben wir 23—87° und bei den Teleostiern 0—82°, wovon die höheren Werte selten sind.

Eine einheitliche Beziehung der Größe des binokularen Gesichtsfeldes zu bestimmten funktionellen Bedingungen ist aus diesen Zahlen nicht zu ersehen.

Bei weitem nicht in allen Fällen stehen die Ebenen der Orbitalränder vertikal, vielmehr sind sie häufig nach oben, und selten nach unten gerichtet.

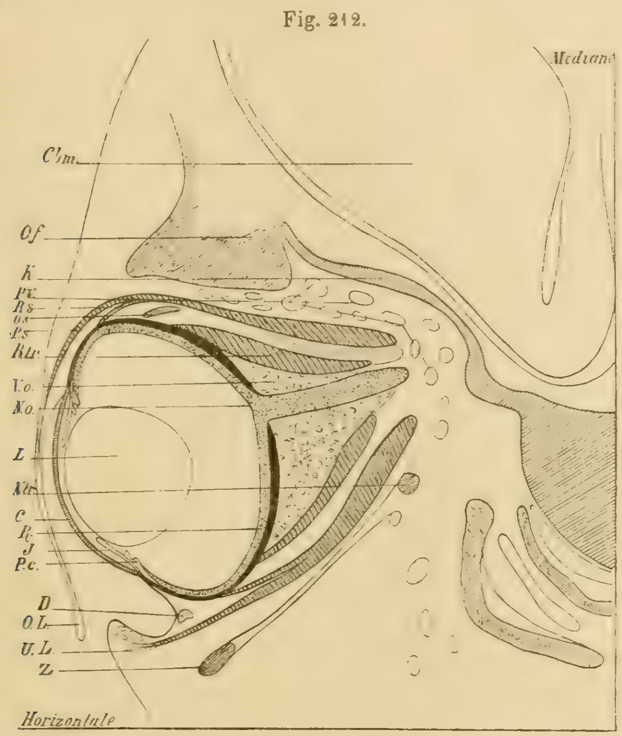
Nach oben gerichtet sind die Augenachsen bei Teleostiern, Amphibien, den meisten Sauropsiden, und unter den Säugetieren bei den Nagern, Insectivoren, Chiropteren, einigen Edentaten und den Pinnipediern (s. Fig. 211).

Die nach unten geneigten Augenachsen sind viel seltener und stehen offenbar in Beziehung zu der Erweiterung des Gesichtsfeldes in dieser Richtung, die für eine Reihe von Wassertieren erforderlich ist. So sind bei der Seeschild-

kröte (Chelone midas) die Ebenen mit einem Winkel von 150° nach unten gegen einander geneigt, und noch stärker bei den Walen, wie Fig. 212 zeigt.

Palaeontologische Befunde zeigen, dass bei Mystiosaurien, sowie bei Cricosaurus ebenfalls eine Neigung der Augenachsen nach unten bestand (WAGNER).

Fig. 212.



Frontalschnitt durch den Kopf eines Embryo von **Balaenoptera rostrata.** Zeigt die Richtung der Augenachse schräg abwärts.

Chm. Gehirn; *Of.* Stirnbein; *K.* Keilbein; *P.v.* Venenplexus; *R.s.* Rectus superior; *O.s.* Obliquus superior *P.s.* Palpebralis; *Rtr.* Retraktor; *V.o.* Opticusscheide; *N.o.* Sehnerv; *L* Linse; *Ntr.* Trigeminus; *C* Cornea; *R.* Retina; *J* Iris; *P.c.* Ciliarfortsatz; *D* Drüse; *O.L.* Oberlid; *U.L.* Unterlid; *Z* Zygomaticum.

Eine Ergänzung zu diesen Werten liefern die Zahlen, die GROSSMANN und MAYERHAUSEN (29) für eine Reihe von Säugetieren fanden, bei denen es gelang, die Tiere zum fixieren zu bringen. Sie bestimmten die Divergenz der Hornhautachsen, die ein Maß für die Größe des binokularen Gesichtsfeldes giebt. Die Divergenz betrug für

Homo	10°	Canis familiaris	40°
Inuus nemertinus	12°	Camelus dromedarius	120°
Jarchus vulgaris	54°	Auchenia lama	110°
Lemur mongus	24°	Equus caballus	112°
Felis leo	31°	Elephas africanus	104°

4. Die Sehschärfe.

§ 156. Wenn wir aus allen den zahlreichen Einzelerfahrungen, die in den vorangehenden Kapiteln enthalten sind, das Facit ziehen, und mit einem einzigen Ausdruck die Leistungsfähigkeit eines Sehorgans charakterisieren wollen, so eignet sich dazu wohl am besten die Angabe der Sehschärfe.

Es wäre ein guter Vergleichswert, wenn wir angeben könnten, unter welchem Winkel ein Gegenstand erscheint, der einen nicht weiter trennbaren einheitlichen Sinneseindruck macht, oder den Winkel, um den zwei Gegenstände von einander entfernt sein müssen, damit sie noch getrennt wahrgenommen werden können.

Ein Mittel, diesen Wert experimentell festzustellen, fehlt uns zurzeit, und wenn wir nicht gänzlich darauf Verzicht leisten wollen, uns eine Vorstellung über die Sehschärfe der Tiere zu bilden, so sind wir auf Analogieschlüsse und Wahrscheinlichkeitsberechnungen angewiesen.

Für die Sehschärfe sind zwei Momente maßgebend: die Feinheit des Netzhautbildes und die Feinheit der Verarbeitung der Eindrücke durch das Nervensystem.

Für die Art dieser Verarbeitung muss man, um eine ganz grobe Vergleichung durchführen zu können, wenigstens einen Wert kennen, die Größe des »Innervationsbezirkes« der Netzhaut, d. h. die Flächengröße der Netzhaut, auf die eine Nervenfaser, eine Zelle des Ganglion nervi optici entfällt. Es hat keinen Wert, den Durchmesser eines Endelementes als ein Maß für die Feinheit der Funktion des nervösen Augenanteils zu benutzen, denn, wie oben gezeigt wurde, kommen meist eine größere, oft eine sehr große Anzahl Endelemente auf eine Nervenfaser. Nur für die Area centralis des Menschen und der Vögel fallen die Größe des Innervationsbezirkes und der Querschnitt eines Endelementes zusammen.

Der »Innervationsbezirk« stellt den reziproken Wert zu der Zahl der Nervenfasern auf 1 qmm Retina dar:

$$\text{Innervationsbezirk} = \frac{1\,000\,000}{\text{Zahl der Nervenfasern auf 1 qmm}}$$

in μ^2 ausgedrückt.

Nun dürfen wir uns allerdings nicht vorstellen, dass die einzelnen Innervationsbezirke neben einander lägen, sondern die Endelemente, die durch Vermittlung der Bipolaren mit einer bestimmten Zelle des Ganglion nervi optici in Verbindung treten, sind mit solchen untermischt, die zu einer anderen Ganglienzelle abgeleitet werden.

Wenn es sich nun aber darum handelt, eine Schätzung der Sehschärfen in erster Annäherung durchzuführen, so können wir von dieser Durchdringung der Innervationsbezirke zunächst einmal absehen und den Ansatz

wagen, die Innervationsbezirke lägen nicht durcheinander, sondern streng nebeneinander.

Wenn wir nun ansetzen, dass der Innervationsbezirk ein Kreis sei, so können wir seinen Durchmesser aus der gegebenen Fläche berechnen, und erhalten in diesem Durchmesser des Innervationskreises die kleinste Strecke, um die zwei Gegenstände von einander entfernt sein müssen, um getrennt wahrgenommen werden zu können.

Wenn wir weiter den Winkel angeben, unter dem diese Dimension vom Mittelpunkt des Linsensystems aus gesehen erscheint, so haben wir direkt ein Maß für die Sehschärfe. Es wäre natürlich exakter, statt diesen Winkel zu konstruieren, die experimentell ermittelte Größe des Netzhautbildes mit dem Durchmesser des Innervationskreises zu vergleichen, aber dazu mangelt es an Daten. Nur für wenige Fälle kann diese Vergleichung durchgeführt werden.

Die linearen Bildgrößen, die Alexander Schäfer (226) bestimmt hat, beziehen sich auf einen Gegenstand von 1 m Größe in 1 m Entfernung, d. h. auf einen Gegenstand, der unter einem Winkel von 54° erscheint, und der Vergleich mit der Größe des Durchmessers des Innervationskreises ergiebt sofort, unter welchem Winkel dieser erscheint, wie das die folgende Tabelle zeigt.

Name	Lineare Bildgröße bei 54° μ	Durchmesser des Innervationskreises μ	Winkelgröße des Innervationskreises in Minuten
Rana	3500	8,9	8,3
Buteo	9800	2,26	0,7
Equus, laterale Area	1920	10,1	1,7
Equus, Streifenarea		36,4	6,1
Delphin	7600	205	88,0

Für den Menschen beträgt die Winkelgröße des Innervationsbezirkes etwa 1,0 Min.

Um für eine weitere Anzahl von Tieren vergleichbare Werte der Sehschärfe zu bekommen, ist die folgende Tabelle berechnet. Sie enthält den Innervationsbezirk der Retina, und daraus abgeleitet den Durchmesser des hypothetischen Innervationskreises; weiter die Brennweite des Auges, d. h. in diesem Fall den Abstand des Mittelpunktes des Linsensystems vom Netzhautepithel. Daraus berechnet sich der Minimalwinkel, d. h. der Winkel, unter dem der Innervationskreis vom Mittelpunkt des Linsensystems aus erscheint.

Der sechste Stab der Tabelle giebt die lineare Dimension, die in 1 m Entfernung vom Auge dem Minimalwinkel entspricht.

Wir würden also zu Vergleichszwecken ansetzen, dass Gegenstände auf x m Entfernung gesehen werden können, wenn ihr Durchmesser = x mal dem Wert dieses Stabes ist.

Name	Innervationsbezirk der Retina μ^2	Durchmesser des Innervationskreises μ	Brennweite des Auges mm	Minimalwinkel φ	Lineare Größe des Minimalwinkels bei 1 m Entfernung $= d$ in mm	Maß für die Bewegungs-Sehschärfe (proportional $\frac{1}{d}$)	Maß für die Formen-Sehschärfe (proportional $\frac{1}{d^2}$)
Homo (Fovea)	20	5,05	16	1′4″	0,31	10000	10000
Accipiter	4	2,26	10,5	0′44″	0,21	14600	21000
Equus (laterale Area) .	80	10,1	36	0′58″	0,28	11100	12200
Ovis (Area)	97	11,1	13	2′55″	0,85	3700	1320
Mustelus (Augengrund) .	115	12,1	7,4	5′34″	1,62	1900	365
Homo (Peripherie) . . .	130	12,9	16	2′45″	0,81	3900	1490
Torpedo (Augengrund) .	200	15,9	2,16	25′10″	7,40	400	20
Ovis (Peripherie) . . .	360	21,4	13	5′38″	1,64	1900	360
Acanthias (Augengrund)	670	29,2	12	8′20″	2,43	1300	164
Equus (Streifenarea) . .	1040	36,4	36	3′26″	1,01	3100	960
Acanthias (Peripherie) .	1430	42,7	12	12′10″	3,55	900	80
Macrorhinus	10000	113	34,5	11′10″	3,25	1000	90
Phocaena	33000	205	13,2	53′0″	15,5	200	4
Balaenoptera	77000	316	41,0	26′20″	7,6	400	16
Hyperoodon	64934	288	17,5	56′10″	16,4	190	3,5

Um nun ein vergleichbares Maß der Sehschärfen zu bekommen, müssen wir an das, bei der Lehre vom Sehepithel ausgeführte über Distinktionsvermögen für Formen und Bewegungen erinnern: an den Satz, dass die Fähigkeit, Bewegungen zu erkennen, umgekehrt proportional dem Durchmesser des Innervationskreises $\frac{1}{d}$ ist, während das Formensehen umgekehrt proportional dem Quadrat des Durchmessers $\frac{1}{d^2}$ angesetzt werden muss (Franz 207).

Oben handelte es sich nur um die Retinafunktion, hier aber um die gesamte Sehschärfe, und infolgedessen deckt sich die Reihenfolge der Tiere in den beiden Tabellen nicht immer: es wird manchmal durch große Bilder ausgeglichen, was am Bau der Netzhaut minderwertig ist, und umgekehrt kann selbst bei hoher Ausbildung der Retina die Totalleistung keine günstige sein, wenn die Bilder zu klein sind.

Für diese große Bedeutung der absoluten Größe der Augen, von der ja die Bildgröße abhängt, seien noch einige Einzelbeispiele gegeben.

Das Auge von Alciope spec., das als eins der höchst entwickelten bei Wirbellosen angesehen wird, hat eine Brennweite von ca. 0,25 mm,

und auf 1 qmm² des Sehepithels kommen ca. 42000 Elemente. Selbst wenn der ideale Fall erfüllt wäre, dass jedes Sehelement völlig isolierte Leitung hätte, wie die Fovea centralis bei Mensch und Vögeln, so würde bei einem Innervationskreis von 24 μ (Radius 2,8 μ) die Grenze des Distinktionsvermögens dieses Auges doch schon bei 30′ liegen, d. h. die Sehschärfe würde (Mensch = 10000 gesetzt) für Formensehen 22, für Bewegungssehen 470 sein.

Wahrscheinlich aber ist der Visus um das vielfache, vielleicht das hundertfache schlechter, da kaum jedes Stäbchen isoliert abgeleitet sein dürfte.

Stellen wir einmal die Bedingung, ein Auge solle auf 1 m Entfernung Gegenstände von 1 mm gegenseitigem Abstande gerade noch getrennt auffassen können, so ist leicht zu ersehen, dass für die verschieden großen Augen dazu eine sehr verschiedene Feinheit der Netzhaut-Innervation gehört. Der Minimalwinkel beträgt 3,43′.

Wie die folgende Zusammenstellung zeigt, würde das Walauge diese Leistung vollbringen können, wenn nur 760 Fasern auf 1 m² kämen, während bei Torpedo erst mit 280000 Nervenfasern dieselbe Sehschärfe zu erzielen wäre. Ein Auge von 200 mm Brennweite würde nur 32 Fasern pro mm² zu dieser Leistung brauchen.

Feinheit der Innervation, die bei verschieden großen Augen dieselbe Sehschärfe ermöglichen würde.

Name	Brennweite mm	Innervationsbezirk μ^2	Faserzahl pro 1 mm²
Balaenoptera . .	41	1320	760
Equus	36	1020	980
Sus	13,6	146	6850
Cavia	7,25	42	23800
Crycetomys . . .	3,1	7,5	134000
Torpedo	2,16	3,6	280000

Um die Leistung des Insektenauges mit dem des Wirbeltierauges zu vergleichen, wird man sich darauf beschränken dürfen, die Winkelgröße eines Einzelomma als die Grenze des Distinktionsvermögens anzusehen. Es sei daher auf die Tabelle in § 131 verwiesen, die dieser Winkel enthält. Die niedrigsten Werte, die hier bestimmt werden, liegen bei 36—48′. Für einige Formen enthält die folgende Tabelle die Daten, die zum Vergleich mit den Leistungen der Wirbeltieraugen nötig sind.

Eine experimentelle Bestimmung der Daten, die für die Beurteilung der Sehschärfe eines Insektenauges maßgebend sind, liegt nur für eine einzige

Species, für Lampyris splendidula vor. Exner (90) fand, dass das aufrechte Netzhautbild, das er photographieren konnte, so fein war, dass bei 2,25 m Entfernung vom Auge ein R, dessen Hauptstriche 4,0 cm dick waren, noch gut abgebildet wurde. In der Ausdrucksweise der Ophthalmologie würde das einen Visus von $\frac{6}{400}$ bis $\frac{6}{500}$ nach Snellen bedeuten.

Ein Gitter, dessen Stäbe 4,9 cm dick wären, wird von Lampyris noch auf 2,25 m Entfernung als Gitter erkannt werden können.

In einer Entfernung von 1 cm könnten die Stäbe 0,22 mm dick sein, und würden noch erkannt werden. Auf Grund dieser Feststellungen schätzt Exner die Leistung des Insektenauges ziemlich hoch ein, und wie wir sehen werden sicher nicht zu hoch.

Name	Minimalwinkel φ in Minuten	Lineare Größe des Minimalwinkels bei 1 m Entfernung in mm	Maß für Bewegungs-Sehschärfe (Mensch = 10000)	Maß für Formen-Sehschärfe (Mensch = 10000)
Aeschna und Sphinx convolvuli . . .	36′	7,7	390	15,0
Mordella	48′	10,3	293	8,4
Dytiscus	60′	12,9	232	5,4
Musca	134′	28,7	104	1,1
Formica	246′	52,8	57	0,33
Aphis	380′	81,5	37	0,14

§ 157. Nach den in der Tabelle mitgeteilten Daten wären die Insektenaugen recht schlecht gestellt gegenüber den Wirbeltieraugen, und nur die Leistungen der besten unter ihnen wären denen der geringsten der Vertebraten gleich.

Aber diese Art der Vergleichung der Sehschärfen nach ihrem absoluten Wert hat, so lehrreich sie in mancher Hinsicht ist, doch biologisch betrachtet einen etwas problematischen Wert.

Es wird vom biologischen Standpunkte aus viel interessanter sein, zu erfahren, wie groß ein Gegenstand sein muss, der z. B. um die eigene Körperlänge des Tieres von diesem entfernt ist, als der oben angegebene Wert, denn die Distanz von 1 m bedeutet biologisch sehr verschiedenes für ein kriechendes Insekt von wenigen Millimetern Länge, für ein Fischchen von einigen Centimetern und für einen Wal von mehreren Metern Länge.

Wir kommen so auf einen Wert für die »relative Sehschärfe«, für die die folgende Tabelle einige wenige Paradigmen giebt.

Name	Länge L in cm	Minimalwinkel φ	Linearer Wert von φ in der Entfernung L mm	Relative Sehschärfe (Mensch = 10000) für Bewegungssehen	für Formensehen
Mensch . . .	75	1′4″	0,22	10000	10000
Pferd	230	0′58″	0,63	3300	1100
Grönlandswal .	2300	26′20″	175,0	12	1,5
Braunfisch . .	150	53′0″	23,2	94	8.5
Huhn	25	ca. 1′	0.07	30000	90000
Fliege	1	134′	0,29	7700	4500

Während bei Vergleichung der absoluten Sehschärfen das Pferd 1,11 der menschlichen Sehschärfe zeigte, hat es relativ nur 0,33 (für Bewegungssehen).

Viel günstiger dagegen stehen die kleinen Tiere, z. B. die Fliege, die nach der absoluten Vergleichung für Bewegungssehen nur 104 Einheiten hatte (Mensch = 10000), während die relative Vergleichung ihr 7700 Einheiten zubilligt.

Aber auch diese Art der Vergleichung liefert noch nicht das, was wir eigentlich wissen wollen: einen Wert, aus dem wir die biologische Bedeutung der Sehorgane für eine bestimmte Form abnehmen, zahlenmäßig mit anderen Formen vergleichen können.

Es ist ja offenbar viel weniger die absolute Größe, die bestimmt, in welcher Entfernung die biologisch wichtigsten Dinge liegen, sondern in viel höherem Maße die Geschwindigkeit der Bewegung, welche allerdings ihrerseits in Beziehung zur absoluten Größe steht.

Wir könnten also anstatt die Gegenstände, die bei 1 m Entfernung oder bei Entfernung um die eigene Körperlänge gesehen werden, auch als Vergleichstrecke den Weg pro Sekunde (die Geschwindigkeit) einführen. Diese Vergleichung enthält aber noch ein sehr menschliches Maß, das ist die Länge einer Sekunde in bezug auf die physiologischen Vorgänge, die in diesem Zeitintervall ablaufen können. In einer Sekunde können wir im höchsten Falle etwa 10—12 Bewegungen ausführen, während ein Insekt deren 300 bis 400 ausführt.

Das subjektive oder, besser gesagt, das physiologische Zeitmaß ist abhängig von der Reaktionsgeschwindigkeit eines Organismus.

Als physiologisch vergleichbare Zeiteinheit dürfen wir nicht die Sekunde wählen (die etwa der zehnfachen Reaktionszeit des Menschen entspricht), sondern müssen die Reaktionszeit selbst oder ein Multiplum von ihr ansetzen.

Nehmen wir die zehnfache Reaktionszeit als Einheit, so würden physiologische gleichwertige Zeitabschnitte folgende Länge haben:

Mensch	1,2	Sekunde
Schildkröte	3,8	»
Vögel	0,15	»
Insekten	0,05	»

Die Begründung für die Annahme dieser Zeiten als Reaktionszeiten s. § 13.

Biologisch ausgedrückt bedeutet das: wenn ein Tier einen Gegenstand, z. B. ein Hindernis erkennt, wenn es so weit davon entfernt ist, dass dasselbe erst in der zehnfachen Reaktionszeit erreicht werden würde, so hat das Tier noch genug Zeit, seine Bahn zu ändern und so den Zusammenstoß zu vermeiden (Hindernis), oder herbeizuführen (Beute).

Auf diese Weise kommen wir zu einem Zeit- und Raummaß, das einer Vergleichung der Leistungen von Sinnesorganen besser angemessen sein dürfte, als die menschlichen Maße.

Wir fragen also:

Wie groß ist ein Gegenstand, der noch wahrgenommen werden kann in einer Entfernung, die definiert ist durch den Weg (bei voller Geschwindigkeit) in der zehnfachen »Reaktionszeit«?

Die folgende Tabelle giebt die fraglichen Zahlen für einige Paradigmen. Es ist natürlich mit den vorliegenden spärlichen Daten nicht mehr als eine ganz grobe Orientierung darüber zu erreichen, wie sich eine derartige Vergleichung stellen würde, die von Größen ausgeht, deren Bedeutung für die fraglichen Leistungen ohne weiteres einleuchtet.

Wir können gegenüber der absoluten und relativen Sehschärfe, von der bisher die Rede war, diese als die **specifische Sehschärfe** bezeichnen.

Tabelle der specifischen Sehschärfen.

Name	Reaktionszeit in Sekunden	Geschwindigkeit in m	Weg in der 10fachen Reaktionszeit = W in m	Minimalwinkel φ	Durchmesser des kleinsten Gegenstandes der in der Entfernung W gesehen wird mm	Specifische Sehschärfe (Mensch = 10000) Bewegungssehen.
Homo	0,12	4	4,8	1′4″	1,4	10000
Equus . . .	0,12	10	12	0′58″	3,3	4300
Phocaena . .	0,12	8	10	53′0″	155	90
Accipiter . .	0,02	10	2	0′44″	0,4	35000
Gallus . . .	0,02	2	0,4	ca. 1′	0,5	28000
Apis im Fluge	0,005	10	0,5	40′	4,3	3200
Apis im Gange	0,005	0,02	0,001	40′	0,008	1720000
Formica . . .	0,005	0,02	0,001	2,6′	0,053	265000

In der Vergleichung der Säugetieraugen untereinander ändert sich nicht viel gegenüber der relativen Sehschärfe. Die Vögel erscheinen als specifisch

scharfsichtiger als es aus den früheren Vergleichungen hervorging. Ganz unerwartet günstig aber kommen die Insekten zu stehen. Wenn eine Biene in einer Blüte umhergeht, ist ihre specifische Sehschärfe der der Menschen um das 172fache überlegen, sie kann in einer Entfernung von 1 mm Gegenstände von 8 μ Länge erkennen, also eine Leistung vollbringen, zu der wir ein Mikroskop gebrauchen.

Die biologischen Konsequenzen dieser Zahlen durchzudenken, die auf die Einführung eines physiologischen Maßes für Raum und Zeit beruht, mag dem Leser überlassen bleiben.

Das Resultat, das den Insekten eine so gewaltige specifische Sehschärfe zuschreibt, und das auf den ersten Blick als paradox erscheint, wird durchaus verständlich, wenn man sich die veränderten Dimensionen, mit denen wir im Insektenraum und in der Insektenzeit rechnen müssen, recht klar vor Augen stellt.

Der Beweis, dass es sich bei diesen Vergleichsarten nicht um willkürliche Spielereien handelt, würde dann erbracht werden können, wenn es gelänge, Tiere von gleicher Lebensweise, die derselben Beute mit gleicher Bewegungsart nachstellen, in ihrer Größe und phylogenetischen Stellung aber sehr verschieden sind, zu vergleichen. Wir müssten erwarten, dass unter diesen Umständen die specifische Sehschärfe ein konstanter Wert werden würde, und solche Konstanten zu suchen, ist ja einer der vornehmsten Zwecke unserer Forschung.

Zu bedenken ist nur, dass zur Konstanz der Bedingungen unter diesen Umständen auch das gehört, dass die übrigen Sinnesgebiete in ihrer Funktion unverändert oder in abschätzbarer Weise verändert wären, denn die extreme Ausbildung irgend eines anderen Sinnes könnte eine mindere Entwicklung des optischen Sinnes zur Folge haben. So würden wir sicher keine Konstante bekommen, wenn wir z. B. die Nachtschwalben und die Fledermäuse in bezug auf ihre Sehschärfe vergleichen würden, wo bei letzteren das Auge gegebenenfalls sogar für die Orientierung beim Fluge entbehrt werden kann.

So kommen wir bei der Vergleichung der Sehschärfen auf den Punkt zurück, von dem wir bei der ganz generellen Erörterung der Bedeutung von Lichtsinnorganen ausgingen:

Die Lichtsinnorgane dienen der Regulation von Bewegungen, und wenn wir verstehen wollen, welche Bedeutung im Leben irgend eines Tieres diese Organe haben, so dürfen wir ihre Leistungen nicht an irgend einem idealen Maßstab messen, sondern müssen sie zu begreifen suchen in Beziehung zu den specifischen Bewegungsformen und Geschwindigkeiten, in Beziehung vor allem auch zu den Eigenschaften des Nervensystems der betreffenden Tiere, als deren wichtigste uns in diesem Zusammenhange die Reaktionszeit erscheint.

Deutlich tritt an dieser Stelle auch die Begrenztheit der Bedeutung hervor, die Lichtsinnorgane überhaupt haben: bei kleinen Tieren mit absolut betrachtet geringen Geschwindigkeiten und großer Reaktionsgeschwindigkeit wird die Grenze des Sehraums, der biologisch wichtige Objekte birgt, außerordentlich eng und nähert sich immer mehr der Grenze des Tastraums. Wie in dem einleitenden Abschnitt über die Verbreitung der Sehorgane schon ausgeführt wurde, kann, wenn Tast- und Sehraum zusammenfallen, der optische Sinn ganz oder fast ganz verschwinden.

Schluss.

Die Bedingungen der specifischen Gestaltung der Sehorgane.

§ 158. Die allgemein biologisch interessanteste Frage, die sich an die Darstellung der Organologie des Auges knüpft, ist die nach den Bedingungen der specifischen Gestaltung.

Immer wieder trat uns in den einzelnen Abschnitten dies Problem entgegen, und eine Reihe von Faktoren ließ sich ermitteln, die überall wirken, und deren Produkt die specifische Gestaltung ist.

Wir können uns freilich nicht einbilden, schon entfernt die Gesamtheit dieser Faktoren erkannt zu haben, so dass die specifische Gestaltung als notwendige Konsequenz der wirkenden Faktoren erschiene, aber schon die geringe Zahl der Bedingungen, die wir als maßgebend für die Gestaltung erkannt haben, lässt verstehen, wie ihr quantitativ verschiedenes Zusammenwirken eine bunte Mannigfaltigkeit von Einzelformen hervorzaubern kann.

Die Bedingungen, die wir als wirksam erkannt haben, lassen sich z. B. durchweg nicht als Kräfte definieren, die in einer mechanisch verständlichen Weise wirken. Es sind komplexe biologische Begriffe, mit denen wir hier arbeiten, und wir bedienen uns einer Ausdrucksweise, die den Anschein hervorrufen könnte, als handele es sich um causae finales, von denen die Rede ist, während eine naturwissenschaftliche Analyse natürlich nur die causa efficiens kennen darf. Dies muss besonders betont werden, um Missverständnissen vorzubeugen, denn, wie schon oben betont, stellt die teleologische Ausdrucksweise nur ein provisorisches Verständigungsmittel dar, für die Fälle, in denen uns, wie hier, der Mechanismus des Wirkens der erkannten Kräfte unklar ist, obgleich wir keinen Grund haben, an der Möglichkeit eines mechanischen Verständnisses zu zweifeln.

Mit dieser mangelnden Kenntnis des eigentlichen Wesens der wirkenden Bedingungen hängt es auch zusammen, dass wir sie in ihrer Wirksamkeit nicht quantitativ abschätzen können, wodurch es unmöglich wird, den Erfolg verschiedenartiger Kräftekombinationen vorherzusagen.

Unter diesen methodologischen Vorbehalten mögen die folgenden Ausführungen aufgefasst werden.

Funktion und Größe.

§ 159. Als erste für die specifische Gestaltung maßgebende Bedingung sei hier ein Faktor erörtert, der bei den Autoren keine genügende Berücksichtigung gefunden hat: die absolute Größe in ihren Beziehungen zur Leistung.

In den Einzeldarstellungen ist vielfach darauf hingewiesen worden, welche bedeutsame Rolle die absolute Größe spielt, hier sei nur kurz das wichtigste zusammengefasst.

In den Sinneselementen haben wir Gebllde, deren absolute Größe selbst innerhalb größerer systematischer Gruppen nur relativ geringe Schwankungen erleidet, während natürlich die Größe dieser Elemente im Vergleich zu den Dimensionen der Bulbi, also die relative Größe, ganz enorm variiert.

Für die Dicke eines Sehelementes ist ganz allgemein mit Dimensionen von ca 1—2 μ wohl schon die untere Grenze gegeben, und wenn ein solches Element isoliert abgeleitet wird, so hätten wir damit die Grenze der retinalen Sehschärfe erreicht, und eine Steigerung der gesamten Sehschärfe könnte nur durch Verbesserungen am physikalischen Apparat, am Netzhautbild, erfolgen.

Am dioptrischen Apparat spielt die absolute Größe wieder eine bedeutende Rolle, indem die Größe des Netzhautbildes mit dem Quadrat der Brennweite wächst.

Eine untere Grenze der absoluten Größe eines Linsenauges, das eine nennenswerte Sehschärfe aufweisen soll, ist durch die Erscheinungen der Beugung gegeben, die nur von der absoluten Dimension der Pupille abhängt.

Würde ein Wirbeltierauge in allen Dimensionen gleichmäßig verkleinert (auch die Sinneselemente müssten natürlich dünner werden), so bliebe seine Sehschärfe dieselbe, aber nur, bis die Größe der Pupille auf Dimensionen von der Größenordnung 0,1 mm oder darunter gesunken wäre, denn von hier an wird der Beugungsfehler des Bildes größer als alle anderen optischen Mängel des Auges, und die Sehschärfe müsste rapide abnehmen. Linsenaugen von so geringen Dimensionen wären recht minderwertige Sinneswerkzeuge, während Komplexaugen von Insekten bei solcher Größe viel höheres eisten können. Maßgebend für die Gestaltung ist die Größe auch in bezug auf die Ausbildung von Akkommodationsapparaten, indem weder ganz kleine Augen deren bedürfen, weil bei ziemlichen Verschiebungen des Objektes das Bild immer noch innerhalb der (relativ großen) Sehelemente bleibt, noch ganz große Augen, bei denen die biologisch bedeutsamen Objekte schon außerhalb des Bezirks von wenigen Metern liegen, innerhalb dessen eine Verschiebung des Objektes überhaupt eine beträchtiche Verschiebung des Bildes zur Folge hat.

Dimensions- und Proportionsänderungen.

§ 160. Berücksichtigt man diese Bedeutung der absoluten Größe, so ergiebt sich ohne weiteres, dass bei Veränderungen in den Dimensionen eines Sehorgans, sobald sie einigermaßen beträchtlich sind, eine Konstanz der Leistung nur erreicht werden kann, wenn die Dimensionsänderung mit einer Proportionsänderung verbunden ist.

Denken wir an Tiere, die systematisch und in bezug auf ihre Lebensweise einander sehr nahe stehen, aber in den absoluten Dimensionen sehr stark variieren, was z. B. am auffallendsten bei den Rassen des Haushundes der Fall ist, so haben wir folgende Verhältnisse:

Die Sehelemente variieren in ihrer Dicke bei systematisch nahe stehenden Formen nur wenig, das Verhältnis der Zahl der Sehelemente zu jener der Nervenfasern ebenfalls wenig, bei Formen die annähernd dieselbe Lebensweise haben. Rechnen wir selbst die größte Variation der Größe des Innervationskreises zu 100 %, so ergiebt sich für die Erreichung gleicher Sehschärfe in dieser Gruppe im extremen Fall eine Veränderung der Brennweite um das 1,42 fache, denn dadurch ist die Vergrößerung bezw. Verkleinerung des Innervationskreises auf das doppelte funktionell schon wieder ausgeglichen.

Kommen nun Unterschiede zwischen den einzelnen Formen vor, wie bei den Hunderassen, d. h. etwa um das 4- oder 5 fache in linearer Dimension, so vaiieren die Dimensionen des Auges nur um das 1,42 fache, also viel weniger, und die großen Formen haben — gleiche Sehschärfe vorausgesetzt — absolut kleinere Augen, wie das ja die anatomische Erfahrung auch thatsächlich bestätigt.

Man könnte aber auch die Bedingung stellen, dass die »specifische Sehschärfe« (s. oben) konstant bliebe, und würde dann andere Veränderungen der Dimensionen erhalten, weil sich auch die Geschwindigkeit der Bewegung ändern würde und zwar etwa im Verhältnis der Quadratwurzel aus der linearen Vergrößerung, also etwa wie $\sqrt{4}$ oder $\sqrt{5}$ d. h. um das doppelte oder etwas mehr. Die großen Hunde müssten also in doppelter Entfernung noch (absolut) ebensogut sehen, wie die kleinen, um »specifisch« gleiche Sehschärfe zu haben, was bei Konstanz aller übrigen Faktoren durch eine weitere Vergrößerung der Brennweite um das 1,42 fache zu erreichen wäre, die dann bei den größten Hunden doch erst das doppelte wie bei den kleinsten betragen würde.

Aber auch innerhalb des einzelnen Auges sind Größenänderungen vielfach mit Änderungen der Verhältnisse verbunden, denn es kommt ganz darauf an, welche Funktion bei wechselnder Größe konstant bleiben soll, welche erhöht werden muss, welche herabgesetzt werden kann.

Eine wirkliche geometrisch ähnliche Vergrößerung oder Verkleinerung

von Augen giebt es schon aus dem Grunde nicht, weil die Endelemente nur äußerst geringer Dimensionsänderungen fähig sind.

Setzen wir sie daher einmal als konstant an, so können die funktionellen Unterschiede der Augen nur auf den Eigenschaften des dioptrischen Apparates beruhen, die gerade für das Gesamtaussehen des Auges sehr wesentlich sind.

Soll z. B. die Helligkeit des Netzhautbildes konstant bleiben, so muss der Linsendurchmesser proportional der Achsenlänge zunehmen (oder richtiger: der funktionell in Betracht kommende, centrale Anteil der Linse) und im Zusammenhang damit die Größe der Cornea, während bei einer Verlängerung der Achse ohne gleichzeitige entsprechende Zunahme des Linsendurchmessers das Bild dunkler, wenn auch größer wird.

Soll die Winkelweite des Blickfeldes erhalten bleiben, so muss der äquatoriale Durchmesser im selben Verhältnis wie die Achse wachsen, während, wenn es nur auf Helligkeit und centrale Sehschärfe ankommt, der Bulbusdurchmesser nicht zu wachsen braucht, wodurch bei zunehmender Achsenlänge ein sogenanntes »Teleskopauge« entstehen kann.

Funktion und Form.

§ 161. Für die Frage, in welcher Beziehung Funktion und Form zu einander stehen, wie weit aus der Form etwas auf die Funktion geschlossen werden kann, geben die vorstehenden Erörterungen einiges Material. Sie zeigen vor allem, und das scheint mir der springende Punkt der ganzen Frage, dass die Form etwas ungemein komplexes ist, der Ausdruck eines Gleichgewichts zwischen einer ganzen Zahl von gestaltenden Kräften. Die »Form« ist kein Element, keine Einheit, sondern etwas was der weitgehendsten Analyse bedarf, und ein Verständnis der Gesetze der Formbildung kann nicht durch einfache Vergleichung der fertigen Formen gefördert werden.

Eine Betrachtung, die z. B. die Formen der Bulbi als gegebene, nicht weiter zu analysierende Elemente betrachtet und vergleicht, kommt über die Feststellung oberflächlichster Ähnlichkeiten nicht hinaus, wie dies das Kapitel über die morphologischen Augentypen deutlich zeigt, während eine Analyse der Form vom funktionellen Standpunkte aus viel weiter einzudringen gestattet.

Das Problem der specifischen Gestaltung kann allerdings die Analyse der Form unter dem Gesichtspunkte der funktionellen Gestaltung nicht lösen, vielmehr tritt dies Problem um so klarer hervor, je mehr alle Eigenschaften, die als Produkte äußerer Einflüsse erscheinen, durch die Vergleichung eliminiert werden.

Immer deutlicher erscheint dann das Problem der specifischen Gestaltung als ein historisches, genealogisches Problem, dessen Behandlung daher in ganz anderer Weise erfolgen muss, als jene der nomothetischen Probleme, die die Funktion und funktionelle Gestaltung der Sehorgane stellen.

Wir kommen damit auf die Frage nach den Wegen der Stammesgeschichte der Lichtsinnorgane.

Phylogenie der Lichtsinnorgane.

§ 162. Wenn sich auch der Heißhunger nach phylogenetischen Spekulationen, der die letzten Jahrzehnte des vorigen Jahrhunderts charakterisierte, erheblich gelegt hat, weil man immer mehr die methodischen Schwierigkeiten solcher Konstruktionen einsah, weil man immer deutlicher erkannte, dass das wirkliche historische Geschehen unserer Forschung aus Materialmangel nicht erkennbar ist, und dass auf Grund der Dokumente, die uns zur Verfügung stehen, meist eine ganze Anzahl von Wegen stammesgeschichtlicher Entwicklung gleich wahrscheinlich sind, also für unser wissenschaftliches Weltbild als gleichwertig angesehen werden müssen, so mangelt es auch heute wohl noch nicht ganz des Interesses, die Erfahrungen eines Gebietes, wie es die Organologie des Auges ist, unter phylogenetischen Gesichtspunkten zu betrachten.

Es macht der üblichen Methode phylogenetischer Konstruktion kaum Schwierigkeiten, die Entstehung der Komplexaugen der Arthropoden aus einfachen Pigmentbecherocellen oder dergleichen Organen abzuleiten, wie wir sie z. B. bei Plathelminthen und Würmern finden, aber es bereitet die größten Schwierigkeiten, das Wirbeltierauge in eine einigermaßen plausible Verknüpfung mit irgend welchen anderen Sehorganen zu bringen, und dementsprechend ist dieser Punkt in der Stammesgeschichte der Augen auch am lebhaftesten diskutiert worden, aber trotz alles Scharfsinns, der auf dieses Problem verwendet wurde, ist das Resultat so gut wie negativ. Kaum die Verknüpfung mit den Sehorganen der Salpen, die wie bei den Vertebraten in enger Beziehung zum Centralnervensystem entstehen, kann als eine einigermaßen natürlich fundierte angesehen werden.

Stößt schon hier der Versuch, die Einheitlichkeit der Entwicklung der Sehorgane im Tierreich nachzuweisen, auf große, man darf wohl sagen unüberwindliche Schwierigkeiten, so will es scheinen, als gäbe es deren überhaupt bei unbefangener Vergleichung der Lichtsinnorgane viel mehr, als Punkte, an denen eine Verknüpfung plausibel gemacht werden kann.

Die Sehorgane scheinen ein ausgezeichnetes Beispiel zu sein, für die ungeheuere Bedeutung, die einer polyphyletischen Entwicklung bei der Gestaltung der Organismen zukommt, und in großer Zahl finden wir dementsprechend hier die wichtigen Erscheinungen der konvergenten Entwicklung vertreten.

Bei der Darstellung der systematischen Augentypen war schon für die Wirbeltiere darauf hingewiesen, dass die phylogenetische Stellung eines Species sich nicht aus der funktionell beeinflussten Gesamtgestaltung des Auges erkennen lässt, wohl aber aus den, funktionell gleichgültigen Merkmalen der Zellen, die die Gewebe und Apparate aufbauen. Hier können wir von demselben Gedanken ausgehen.

Wenn wir uns die Lichtsinnorgane vorstellen wollen als einheitlich entstanden, so müssen wir in erster Linie die Gestaltungen der Sinneselemente, der Lichtsinnzellen auf einen einzigen Typus zurückführen.

Das erwies sich aber (s. oben § 37) als undurchführbar und wir erhalten eine ganze Reihe von Typen, deren Zusammenfassung zu höheren Ordnungen ganz ausgeschlossen erscheint.

Das einheitliche aller Typen liegt nur auf physiologischer Seite, aber für diese funktionelle Gleichartigkeit eine Ur-Lichtsinnzelle als Ausgangspunkt anzunehmen, erscheint nicht nur auf Grund der bekannten Gestaltungen der Lichtsinnzellen unzulässig, sondern auch völlig überflüssig, denn qualitativ dieselben funktionellen Eigenschaften finden wir schon bei Formen der lebendigen Substanz, die nicht die geringste Specialisierung in der Richtung auf ein Lichtsinnorgan hin erfahren haben. Als Grundlage der polyphyletischen Entwicklung der Lichtsinnorgane erscheinen uns die generellen Eigenschaften der lebendigen Substanz gegenüber dem Lichtreiz, und diese Vorstellung ist zweifellos viel ungezwungener, als die Konstruktion unbekannter Zwischenglieder oder Urformen, mit denen die Phylogenie so gern bei der Hand ist, um Lücken auszufüllen, oder Gegensätze auszugleichen.

Betrachten wir unbefangen die einzelnen Typen, so wird die Zahl der Fälle, in denen wir eine unabhängige Entstehung der Lichtsinnorgane für viel wahrscheinlicher werden halten müssen, als die Ableitung aus einem gemeinsamen Ur-Lichtsinnorgan, recht erheblich.

Die Gesamtheit der Organe mit Stiftchensaumzellen soll einheitlich entstanden sein, also die Sehorgane der Plathelminthen, vieler Würmer, der Arthropoden und der meisten Mollusken, dann bleiben aber schon einige Gruppen, die eine gesonderte Entwicklung zeigen, wie die Chaetognathen mit ihren eigentümlichen Lichtsinnzellen und die Oligochaeten mit ihren Phaosom-Lichtsinnzellen.

Unter den Mollusken sind die Elemente der Chitoniden (Onchidium u. s. w.) nicht gut von Stiftchensaumzellen abzuleiten, und dokumentieren auch durch ihr isoliertes Auftreten in dieser Tiergruppe ihre unabhängige Entwicklung.

Die Lichtsinnzellen der Echinodermen stellen wiederum eine Gruppe dar, die keine Verknüpfung mit anderen Stämmen zulässt, ja hier sehen wir — ähnlich wie bei Mollusken — neben Formen, deren Lichtreizbarkeit an deutlich differenzierte Organe gebunden ist, andere, die zwar lichtreiz-

bar sind, aber keine für unsere Hilfsmittel erkennbare Lichtsinnzellen haben. Es ist der Schluss wohl nicht ganz unberechtigt, dass hier Zellen, die noch einen indifferenteren Charakter tragen, in der Umbildung zu wirklichen Lichtsinnzellen begriffen sind.

Für die, ziemlich isoliert vorkommenden Lichtsinnorgane bei Coelenteraten (Medusen) haben wir auch in der Lichtreizbarkeit vieler Formen dieses Stammes eine physiologische Grundlage, in der Gestaltung aber keinen Anhaltspunkt dafür, dass stammesgeschichtliche Beziehungen zu Sehorganen anderer Gruppen beständen.

Für die vereinzelt vorkommenden Lichtsinnorgane der Pflanzen gilt ganz dasselbe.

Auch für die Tunicaten und gar für die Vertebraten können wir eine wahrscheinliche Ableitung ihrer Sehzellen von denen anderer Stämme nicht durchführen, so dass schon nach dieser sehr summarischen und unvollständigen Übersicht, mindestens eine neunmalige unabhängige Entstehung von Lichtsinnzellen aus indifferentem Material angenommen werden müsste.

§ 163. Lehrt das Studium der specifischen Sinneselemente eine polyphyletische Entstehung, so wird, wenn wir dies Resultat als sicher ansehen, das Studium der Gestaltung der Hilfsapparate zu einer Fundgrube von Beispielen für jene Erscheinung, die wir als »Konvergenz« bezeichnen, und die etwas ebenso dunkles und allgemein verbreitetes wie die »Vererbung« ist.

Bei den verschiedensten Lichtsinnorganen finden wir, trotz unabhängiger Entwicklung aus indifferentem Material, eine Fülle von Einrichtungen, die einander in Form und Leistung so ähnlich sind, dass wir sie als genetisch einheitlich auffassen würden, stünden dem nicht andere Erfahrungen hindernd im Wege.

So finden wir als konvergente Bildungen einerseits die vier Musculi recti des Wirbeltierauges, andererseits die entsprechenden Muskeln des Komplexauges von Daphnia.

Ein gutes Beispiel konvergenter Entstehung gleicher Einrichtung geben die Tapeta lucida. Bei Mollusken, Arthropoden und Vertebraten, überall finden sich diese Gebilde und überall sind, trotz der verschiedenen Entstehungsweise, als Mittel für die diffuse Reflexion des Lichtes Mikrokrystalle verwendet, deren chemische Natur wohl recht verschieden ist.

Selbst in engeren systematischen Gruppen kann eine derartige Bildung wie das Tapetum diphyletisch entstehen, wie das retinale Tapetum einiger Teleostier und der Sauropsiden einerseits, das chorioideale anderer Teleostier, der Selachier und Säugetiere andererseits lehrt.

Das großartigste Beispiel konvergenter Bildungen an Lichtsinnorganen stellen aber die Linsen dar.

In ihren Eigenschaften sind sie äußerst einheitlich: alle hell durchsichtig, optisch fast homogen, stark lichtbrechend und von Kugelflächen begrenzt, aber genetisch betrachtet, hat äußerst verschiedenes Material in den einzelnen Tierstämmen diese Gestaltung vermittelt.

Da finden wir als Linse eine einfache Verdickung der Cuticula, die den ganzen Körper umhüllt, z. B. bei den Insekten und wieder isoliert in den Sehorganen der Copepoden (Copilia und Corycaeus). Auch die Cephalopodenlinse können wir hierhin rechnen. Bei den übrigen Mollusken, bei Helix sowohl wie bei den Pteropoden, ist die Linse zwar auch ein »geformtes Sekret«, wie es die cuticularen Linsen sind, stammt aber aus ganz anderen Bildungszellen.

Ganz aus Zellen aufgebaut sind die Linsen von Pecten, von Aega, und die Linsen der Wirbeltiere in ihren Anlagen: alle drei ohne den geringsten phylogenetischen Zusammenhang entstanden.

Bei den Wirbeltierlinsen stellt die Umbildung der Zellen zu Linsenfasern und die Sklerosierung dieser Fasern mit zunehmendem Alter noch eine besondere Entwicklungsstufe dar, die von den anderen Zellenlinsen nicht erreicht ist.

Die so einheitlich wirkenden »Linsen« sind morphologisch und damit genealogisch betrachtet ein buntes Gemisch konvergenter Bildungen.

Litteratur.

1826. 1. Müller, Johannes, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig.

1836. 2. Hassenstein, De luce ex quorundam animalium oculis prodeunte atque de tapeto lucido. Jena.

3. Ehrenberg, Das Leuchten des Meeres. Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 389—571.

1838. 4. Müller, Johannes, Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen. 1838—1840. 3. Aufl. Bd. I. 1838. Bd. II. 1840. Coblenz, J. Hölscher.

1845. 5. Krohn, A., Zoologische und anatomische Bemerkungen über die Alciopen. Arch. f. Naturgeschichte. XI. S. 171—184.

1852. 6. Bergmann, C., und Leuckart, R., Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreiches. Stuttgart.

1853. 7. Leydig, Franz, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, G. Reimer.

1856. 8. Müller, Heinrich, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbeltiere. Leipzig, Engelmann.

1857. 9. Leydig, Franz, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M., Meidinger Sohn & Comp.

1862. 10. Bunsen, R., und Roscoe, H., Photochemische Untersuchungen. 6. Abhandlung. Meteorologische Lichtmessungen. Poggendorff's Annalen. XXVII. S. 529—562.

18.3. 11. Bruch, C., Neue Beobachtungen zur Naturgeschichte der einheimischen Batrachier. Würzburger naturwissensch. Zeitschr. IV. S. 91—151.

1865. 12. Hensen, V., Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XV. S. 155—242.

13. Zöllner, Photometrische Untersuchungen. Leipzig.

1866. 14. Mach, Ernst, Über die Wirkung der räumlichen Verteilung des Lichtreizes auf die Netzhaut. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Kl. LII. Heft 3. S. 303—322.

1868. 15. Mach, Ernst, Über die physiologische Wirkung räumlich verteilter Lichtreize. (Vierte Abhandlung.) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Kl. LVII. S. 11—19.

1870. 16. Hermann, L., Eine Erscheinung simultanen Kontrastes. Pflüger's Arch. III. S. 13—15.

1872. 17. Müller, Heinrich, Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. I. Leipzig, Engelmann.

1874. 18. Krenchel, Waldemar, Untersuchungen über die Folgen der Sehnervendurchschneidung beim Frosch. Arch. f Ophth. XX,1. S. 127—134.

19. Reich, M., Zur Histologie der Hechtretina. Arch. f. Ophth. XX, 1. S. 1—14.

1875. 20. Müller, Wilhelm, Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere. Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe Carl Ludwig zum 15. Oktober 1874 gewidmet von seinen Schülern. Leipzig, C. W. Vogel.

1876. 21. Dewar, James, and M'Kendrick, John Gray, On the Physiological Action of Light. Transact. of the Royal Soc. of Edinburgh. XXVII. p. 141—166.

22. Greeff, Richard, Untersuchungen über die Alciopiden. Nova acta d. kgl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturforscher. XXXIX. S. 35—132.

23. Krause, W., Die Nervenendigung in der Retina. Arch. f. mikr. Anat. XII. S. 742—790.

24. Leuckart, Rud., Organologie des Auges. Vergleichende Anatomie. Dieses Handb. 1. Aufl. II. S. 145—301.

1877. 25. Boll, Franz, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 4—36.

26. Capranica, Stefano, Physiologisch-chemische Untersuchungen über die farbigen Substanzen der Retina. Erste Abhandlung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 283—295.

27. Ewald, A., und Kühne, W., Untersuchungen über den Sehpurpur. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. S. 139—218.

28. Ewald, A., und Kühne, D., Untersuchungen über den Sehpurpur. II. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. S. 248—290.

29. Grossmann und Mayerhausen, Beitrag zur Lehre vom Gesichtsfeld bei Säugetieren. Arch. f. Ophth. XXIII, 3. S. 217—240.

30. Heinemann, Carl, Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. XIV. S. 409—441.

31. Kühne, W., Eine Beobachtung über das Leuchten der Insektenaugen. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. S. 242—247.

32. Kühne, W., Über den Sehpurpur. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. S. 15—103.

33. Kühne, W., Zur Photochemie der Netzhaut. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. S. 1—14.

34. Kühne, W., Das Sehen ohne Sehpurpur. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. S. 119—138.

35. Semper, C., Über Schneckenaugen vom Wirbeltiertypus. Arch. f. mikr. Anat. XIV. S. 118—124.

1878. 36. Kühne, W., Notizen zur Anatomie und Physiologie der Netzhaut. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. II. Heft 3. S. 378 bis 384.

37. Kühne, W., Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. II. Heft 1. S. 89—132.

38. Ewald, A., und Kühne, W., Untersuchungen über den Sehpurpur. III. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. Heft 4. S. 370—470.

39. Kühne, W., Über lichtbeständige Farben der Netzhaut. (Unter Mitwirkung von S. W. C. Ayres aus New Orleans.) Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. I. Heft 4. S. 341—369.

1879. 40. Engelmann, Th. W., Über Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Belichtung. Pflüger's Arch. XIX. S. 1—7.

41. Fick, A., Zur Periskopie des Auges. Pflüger's Arch. XIX. S. 145.

42. Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.

1880. 43. Grenacher, H., Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikr. Anat. XVIII. S. 415—467.

44. Graber, V., Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. Arch. f. mikr. Anat. XVII. S. 243—323.

45. Holmgren, Frithiof, Über die Retinaströme. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. III. S. 278—326.

46. Kühne, W., und Sewall, H., Zur Physiologie des Sehepithels, insbesondere der Fische. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. III. Heft 3/4. S. 221—277.

47. Kühne, W., und Steiner, J., Über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. III. S. 327—377.

48. Matthiessen, L., Untersuchungen über den Aplanatismus und die Periskopie der Krystalllinse in den Augen der Fische. Pflüger's Arch. XXI. S. 287.

1881. 49. Dennissenko, Gariel, Über den Bau der äußeren Körnerschicht der Netzhaut bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. XIX. S. 395—441.

50. Fraisse, Paul, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. S. 461—477.

51. Krause, W., Über die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. f. mikr. Anat. XIX. S. 309—314.

52. Kühne, W., und Steiner, J., Über elektrische Vorgänge im Sehorgan. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. IV. S. 64—168.

1882. 53. Berthold, G., Über die Verteilung der Algen im Golfe von Neapel u. s. w. Mitt. d. Zool. Stat. zu Neapel. III. S. 393—537.

54. Engelmann, Th. W., Über Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Pflüger's Arch. XXIX. S. 387—400.

55. Holmgren, Frithiof, Über Sehpurpur und Retinaströme. Unters. a. d. physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. II. S. 81—88.

56. Wolfskehl, Über Astigmatismus in Tieraugen und die Bedeutung der spaltförmigen Pupille. Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. von Berlin und Eversbusch. I. S. 7—16.

1883. 56a. Berger, E., Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische. Morph. Jahrbuch. VIII. S. 97—168.

57. Graber, V., Fundamentalversuche über die Helligkeit und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. LXXXVII. 1. S. 201—236.

58. Hoffmann, F. W., Zur vergleichenden Anatomie der Lamina cribrosa nervi optici und einiger angrenzenden Verhältnisse. Arch. f. Ophth. XXIX, 2. S. 45—72.

1883. 58a. Koschel, Über Form, Lage und Größenverhältnisse des Bulbus und der Krystalllinse unserer Haustiere. Z. vergl. Augenheilk. II. S. 53—79.

59. Lubbock, John, Ameisen, Bienen und Wespen. Internat. wiss. Bibliothek. LVII. Leipzig.

1884. 60. Lang, Arnold, Die Polycladen des Golfes von Neapel. In Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Leipzig.

1885. 61. Engelmann, Th. W., Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. Pflüger's Arch. XXXV. S. 498—508.

62. Koganei, J., Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. XXV. S. 1—48.

1886. 63. Bertkau, Ph., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. XXVII. S. 589—631.

64. Dogiel, Joh., Neue Untersuchungen über die pupillenerweiternden Muskeln der Säugetiere und Vögel. Arch. f. mikr. Anat. XXVII. S. 403—410.

65. Dostoiewsky, V., Über den Bau des Corpus ciliare und der Iris von Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. XXVIII. S. 91—121.

66. Grenacher, H., Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle. XVI. S. 209—256.

67. Krause, W., Die Retina. 2. Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. III. S. 8—73.

68. Matthiessen, L., Über den phys.-opt. Bau des Auges der Cetaceen und Fische. Pflüger's Arch. XXXVIII. S. 521.

69. Virchow, H., Über die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugetieren. Morph. Jahrbuch. XI. S. 437—453.

70. Würdinger, Luitpold, Über die vergleichende Anatomie des Ciliarmuskels. Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. 4. Jahrg. S. 121—138.

1887. 71. Berlin, R., Über ablenkenden Linsenastigmatismus und seinen Einfluss auf das Empfinden von Bewegung. Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. V. S. 1—20.

72. Hering, Ewald, Über den Begriff »Urteilstäuschung« in der physiologischen Optik und über die Wahrnehmung simultaner und successiver Helligkeitsunterschiede. Pflüger's Arch. XLI. S. 91—106.

1888. 73. Chun, Carl, Die pelagische Tierwelt, die größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Bibliotheca Zoologica. I. Heft 1. S. 1—66. Cassel 1887.

74. Grenacher, H., Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge der Heteropoden. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle. XVII. S. 1—64.

75. Krause, W., Die Retina. 2. Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. V. S. 132—148.

76. Platéau, Félix, Recherches expérimentales sur la vision chez les arthropodes. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3. série. XIV. No. 9—11.

77. Rawitz, Bernhard, Der Mantelrand der Acephalen. 1. Teil: Ostreacca. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. XXII. N. F. XV. Bd. S. 415—556.

1889. 78. Carrière, Justus, Über Molluskenaugen. Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. S. 378—402.

78a. Chievitz, J. H., Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 139—196.

78b. Chievitz, J. H., Über die Entwicklung der Area und Fovea centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 332—366.

79. Dahl, Fr., Die Insekten können Formen unterscheiden. Zool. Anzeiger. XII. S. 243—247.

1889. 80. Krause, W., Die Retina. 2. Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. VI. S. 206—223 u. 250—309.

81. Lubbock, John, Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Internat. wiss. Bibliothek. LXVII. Leipzig.

82. Marshall, William, Leben und Treiben der Ameisen. Leipzig, R. Freese.

83. Singer, J., und Münzer, E., Beiträge zur Kenntnis der Sehnervenkreuzung. Denkschriften d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-phys. Kl. LV. S. 163—182.

84. Verworn, Max, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena, G. Fischer.

1890. 85. Loeb, J., Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Pflüger's Arch. XLVII. S. 391—416.

86. Pankrath, Otto, Das Auge der Raupen und Phyganidenlarven. Zeitschrift f. wiss. Zool. XLIX. S. 690—708.

87. Peters, Albert, Beitrag zur Kenntnis der Harder'schen Drüse. Arch. f. mikr. Anat. XXXVI. S. 192—203.

88. Steinach, Eugen, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Erste Mitteilung. Pflüger's Arch. XLVII. S. 289—340.

89. Virchow, H., Über die Augengefäße der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefäßen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 169—173.

1891. 89a. Chievitz, Über das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. Arch f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 311—334.

89b. Berlin, R., Über die Schätzung der Entfernung bei Tieren. Z. vergl. Augenheilk. VII. Heft 1. S. 1—25.

90. Exner, Sigm., Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.

91. Hüfner, G., Über die Farbe des Wassers. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 88—102.

91a. Matthiessen, L., Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere. Festschrift f. Helmholtz. S. 51—111. Hamburg und Leipzig.

92. Rawitz, Bernhard, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 367—372.

93. Ucke, Alexander, Zur Entwicklung des Pigmentepithels der Retina. Inaug.-Diss. Dorpat und Petersburg.

94. Ucke, Alexander, Epithelreste am Opticus und auf der Retina. Arch. f. mikr. Anat. XXXVIII. S. 27—38.

95. Ziem, Über das Schwellgewebe des Auges. Arch. f. Path. u. Anat. CXXVI. S. 467—484.

1892. 96. Dubois, R., Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle. Annales de l'Université de Lyon. p. 131—153. Paris.

97. Eder, Joseph Maria, Ausführliches Handbuch der Photographie. 2. Aufl. I. Teil, 1. Hälfte. Halle a. S.

98. Kallius, E., Über Neurogliazellen in peripherischen Nerven. Nachr. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. No. 14. S. 513—514.

99. Kohl, C., Rudimentäre Wirbeltieraugen. I. Teil. Bibliotheca Zoologica. IV. Heft 13. Kassel.

100. Krause, W., Die Retina. 2. Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. IX. S. 150—151.

101. Krause, W., Die Retina. 3. Die Retina der Amphibien. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. IX. S. 151—236.

102. Loewenthal, N., Notiz über die Harder'sche Drüse des Igels. Anat. Anzeiger. 7. Jahrg. S. 48—54.

1892. 103. Loewenthal, N., Beitrag zur Kenntnis der Harder'schen Drüse bei den Säugetieren. Anat. Anzeiger. 7. Jahrg. S. 546—556.

104. Schlampp, K. W., Das Auge des Grottenolmes (Proteus anguineus). Zeitschr. f. wiss. Zool. LIII. S. 537—557. Leipzig.

105. Steinach, Eugen, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. 2. Mitteilung. Über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen und über die denselben aufbauenden pigmentierten glatten Muskelfasern. Pflüger's Arch. LII. S. 495—525.

106. Thilenius, G., Über den linsenförmigen Gefäßkörper im Auge einiger Cypriniden. Arch. f. mikr. Anat. XL. S. 418—434.

1893. 107. Beer, Theodor, Studien über die Akkommodation des Vogelauges. Pflüger's Arch. LIII. S. 175—237.

108. Emery, C., Zirpende und springende Ameisen. Biol. Centralbl. XIII. S. 189—190.

109. Göppert, E., Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morphol. Jahrbuch. XIX. S. 250—294.

110. Kohl, C., Rudimentäre Wirbeltieraugen. 2. Teil. Bibliotheca Zoologica. V. Heft 14. S. 1—180.

111. Kuhnt, H., Über farbige Lichtinduktion. Arch. f. Ophth. XXVII, 3. S. 1—32.

112. Matthiessen, Über den physiologisch-optischen Bau der Augen vom Knölwal (Megaptera boops Fair) und Finwal (Balaenoptera musculus Carup). Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. VII. S. 77—102.

113. Virchow, H., Über die Augengefäße der Selachier. Sitzungsber. d. Ges. d. Naturfreunde zu Berlin. S. 33—37.

114. Waelchli, G., Mikrospektroskopische Untersuchungen der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln. Arch. f. Ophth. XXVII, 2. S. 303—319.

1894. 115. Beer, Theodor, Die Akkommodation des Fischauges. Pflüger's Arch. LVIII. S. 523—650.

116. Ramón y Cajal, Die Retina der Wirbeltiere. Untersuchungen mit der Golgi-Cajal'schen Chromsilbermethode und der Ehrlich'schen Methylenblaufärbung. In Verbindung mit dem Verfasser zusammengestellt, übersetzt und mit Einleitung versehen von Richard Greeff. Wiesbaden.

117. Fuchs, Sigmund, Untersuchungen über die im Gefolge der Belichtung auftretenden galvanischen Vorgänge in der Netzhaut und ihren zeitlichen Verlauf. 1. Mitteilung. Pflüger's Arch. LVI. S. 408—463.

118. Kallius, E., Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. Anat. Hefte. 1. Abt., III. S. 527—582.

119. Kiesel, A., Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges. Sitzungsber. d. math. nat. Kl. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien. CIII. 3. S. 97—139.

120. Lenhossék, M. v., Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVIII. S. 636—660.

121. Nagel, Wilibald A., Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten. Pflüger's Arch. LVII. S. 495—552.

122. Purcell, Fred., Über den Bau der Phalangidenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVIII. S. 1—53.

123. Roloff, Max, Beiträge zur Kenntnis der Photochemischen Wirkung in Lösungen. Zeitschr. f. physikal. Chemie. XIII. S. 327—365.

1895. 124. Deyl, J., Über den Sehnerven bei Siluroiden und Acanthopsiden. Anat. Anzeiger. XI. S. 8—16.

125. Giesbrecht, W., Mitteilungen über Copepoden 8. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel. XI. S. 648—689.

1895. 126. Johnson, G. L., Observations on the Refraction and Vision of the Sea's Eye. Proc. L. Soc. London. p. 719—723.

127. Kohl, C., Rudimentäre Wirbeltieraugen. III. Teil. Zusammenfassung. Bibliotheca Zoologica. V. p. 181—274.

1896. 128. Helmholtz, H. v., Handbuch der physiologischen Optik. 2. Aufl. Hamburg und Leipzig, L. Voss.

129. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXI. Heft 3. S. 59—85.

130. Köttgen, Else, und Abelsdorff, Georg, Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs bei den Wirbeltieren. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. XII. S. 161—184.

131. v. Lenhossék, M., Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. XLVII. S. 45—120.

131a. Nagel, W., Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena.

132. Ogneff, J., Einige Bemerkungen über die Wirkung des elektrischen Bogenlichtes auf die Gewebe des Auges. Pflüger's Arch. LXIII. S. 209—233.

133. Rosenstadt, B., Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden. Arch. f. mikr. Anat. XLVII. S. 748—770.

1897. 134. Bodenstein, Max, Die Zersetzung des Jodwasserstoffgases in Licht. Zeitschr. f. physikal. Chemie. XXII. S. 23—33.

135. Dittrich, Rudolf, Über das Leuchten der Tiere. Wissenschaftliche Beilage z. Progr. d. Realgymnasiums am Zwinger zu Breslau.

136. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII. S. 191—246.

137. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. III. Die Sehorgane der Hirudineen. Zeitschr. für wiss. Zool. LXII. S. 247—283.

138. Müller, G., Die Photometrie der Gestirne. Leipzig, Engelmann.

1898. 139. Abelsdorff, G., Physiologische Beobachtungen am Auge der Krokodile. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 155—167.

140. Beer, Theodor, Die Akkommodation des Auges bei den Reptilien. Pflüger's Arch. LXIX. S. 507—568.

141. Beer, Theodor, Die Akkommodation des Auges bei den Amphibien. Pflüger's Arch. LXXIII. S. 501—534.

142. Fukala, Vincenz, Was ist die Aufgabe des Brücke'schen Muskels? Arch. f. Augenheilk. (Knapp u. Schweigger.) XXXVI. S. 65—69.

143. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII. S. 361—369.

143a. Hummelsheim, Ed., Über den Einfluss der Pupillenweite auf die Sehschärfe bei verschiedener Intensität der Beleuchtung. Arch. f. Ophthalmol. XLV. S. 357—373.

144. Kallius, E., Über die Fovea centralis von Hatteria punctata. Anat. Anzeiger. XIV. No. 24. S. 623—624.

145. Krause, Karl, Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens (Cyprinus auratus). Arch. f. mikr. Anat. LI. S. 820 bis 839.

146. Nernst, Walther, Theoretische Chemie. 2. Aufl. Stuttgart.

147. Rabl, Carl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I. Teil. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. LXIII. S. 496—572.

148. Roloff, Max, Über Lichtwirkungen. I. Teil: Physikalische Lichtwirkungen. Zeitschr. f. physikal. Chemie. XXVI. S. 337—361.

1898. 149. Studnicka, F. K., Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XXXI. N. F. 24. Jena. S. 1—28.

150. Zimmer, Carl, Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII. S. 236—262.

1899. 151. Beck, A., Über die bei Belichtung der Netzhaut von Eledone moschata entstehenden Aktionsströme. Pflüger's Arch. LXXVIII. S. 129—162.

152. Biltz, Heinrich, Farbwechsel belichteter Substanzen. Zeitschr. f. physikal. Chemie. XXX. S. 527—528.

153. Eigenmann, Carl H., The Eyes of the blind vertebrates of North America I. The Eyes of the Amblyopsidae. Arch. f. Entwicklungsmechanik. VIII. S. 545—617.

154. Hentschel, Ernst, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontog. XII. S. 509—534.

155. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V. Die Augen der polychäten Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXV. S. 446—516.

156. Ludwig u. Hamann, Echinodermen in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. II. 3. Abhdlg. II. Buch. Die Seesterne. III. Buch. Die Schlangensterne. Leipzig.

157. Marckwald, W., Über Phototropie. Zeitschr. f. physikal. Chemie. XXX. S. 140—145.

158. Miltz, Otto, Das Auge der Polyphemiden. Bibliotheca Zoologica. Heft 28. Stuttgart.

159. Pergens, Ed., Über Vorgänge in der Netzhaut bei farbiger Beleuchtung gleicher Intensität. Zeitschr. f. Augenheilkunde. II. S. 125—141.

160. Rabl, Carl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. II. Teil: Die Linse der Reptilien und Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXV. S. 257—367.

161. Schmidt, F., Kompendium der praktischen Photographie. 6. Aufl. Wiesbaden.

1900. 162. v. Buttel-Reepen, H., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig, A. Georgi.

163. Fischel, A., Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. Anat. Hefte. Abt. 1, Heft 48. XV. S. 231—266.

164. Fritz, Franz, Über die Struktur des Chiasma nervorum opticorum bei Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XXXIII. S. 191—262. Jena.

165. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVIII. S. 379—477.

166. Kistiakowsky, Wl., Versuche über die Lichtempfindlichkeit des Wasserstoffsuperoxyds in wässerigen Lösungen beim Zusatz von Blutlaugensalzen. Zeitschr. f. physikal. Chemie. XXXV. S. 431—439.

167. Rabl, Carl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Teil: Die Linse der Säugetiere, Rückblick und Schluss. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVII. S. 1—138.

168. Rádl, Em., Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von anderen Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVII. S. 551—598.

169. Redikorzew, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVIII. S. 581—624.

170. Ziehen, Th., Leitfaden der Physiologischen Psychologie in 15 Vorlesungen. 5. Aufl. Jena.

1901. 171. Lindsay, Johnson George, Contributions to the comparative anatomy of the mammalian eye, chiefly based on ophthalmoscopic examination. Philosophical Transaction of the Royal Society of London.

1901. 172. Pfeffer, Wilhelm, Die Sehorgane der Seesterne. Zool. Jahrb. Abt. (Anat. u. Ontog.) XIV. S. 523—550.

173. Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora od. Allg. Bot. Zeitung. LXXXVIII. S. 371—421.

174. Seeliger, H., Über kosmische Staubmassen und das Zodiakallicht. Sitzungsber. d. math. phys. Kl. d. k. bayr. Akad. der Wiss. XXI. S. 265—292.

175. Beer, Theodor. Über primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr. No. 11, 12 u. 13. S. 1—73.

176. Brauer, A., Über einige von der Valdivia-Expedition gesammelte Tiefseefische und ihre Augen. Sitzber. d. Ges. z. Beförd. d. gesamten Wissensch. z. Marburg. No. 8. S. 115—130.

177. Fuchs, Sigmund, Untersuchungen über die im Gefolge der Belichtung auftretenden galvanischen Vorgänge in der Netzhaut und ihren zeitlichen Verlauf. II. Mitteilung. Pflüger's Arch. LXXXIV. S. 425—445.

178. Gross, Oskar, Über die Lichtempfindlichkeit des Fluoresceïns, seiner substituierten Derivate sowie der Leukobasen derselben. Zeitschr. f. physik. Chemie. XXXVII. S. 157—192.

179. Hesse, Richard, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXX. S. 347—473.

1902. 180. Brauer, A., Über den Bau der Augen einiger Tiefseefische. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. S. 42—57.

181. Ebbinghaus, Hermann, Grundzüge der Psychologie. I. S. 169—262. Leipzig.

182. Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. In: Verhandl. des V. Internat. Zool. Kongr. zu Berlin. S. 141—169. Jena.

183. Forel, A., Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei den Insekten. In: Verhandl. des V. Internat. Zool. Kongr. zu Berlin. S. 806—815. Jena.

184. Hesse, Richard, Untersuchung über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Weitere Thatsachen. Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXII. S. 565—656.

185. Lauber, Hans, Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte. XVIII. S. 371—453.

185a. Pütter, A., Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontog. XVII. S. 99—402.

186. Zürn, Johannes, Vergleichend histologische Untersuchungen über die Retina und die Area centralis retinae der Haussäugetiere. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Supplementband. S. 99—146.

1903. 187. Adams, George P., On the negative and positive Phototropism of the Earth worm Allolobophora foetida (Sav.). American Journal of Physiology. IX. No. 1. p. 26—34.

188. Brauer, August, Über die Leuchtorgane der Knochenfische. Verhandl. der deutsch. Zool. Gesellsch. S. 16—34.

189. Chun, C., Über Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. S. 67—91.

190. Gross, J., Über die Sehnervenkreuzung bei den Reptilien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. XVII. Heft 4. S. 765—788.

191. Hess, C., Über das Vorkommen von Sehpurpur bei Cephalopoden. Centralbl. f. Physiol. XVI. (Lit. 1902). S. 91—92.

192. Hesse, R., Über den Bau der Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere. Verhandl. der deutsch. Zool. Gesellsch. S. 33—41.

193. Jensen, P., Die physiologischen Wirkungen des Lichtes. Verhandl. d. Gesellsch. Deutscher Naturforscher u. Ärzte. Verhandl. 1903. Kassel. Allgem. Teil. S. 3—17.

1903. 194. Prausnitz, Carl, Zum gegenwärtigen Stande der Choleradiagnose. Inaug.-Dissert. Breslau. Leipzig.

194a. Rádl, Ette, Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig, W. Engelmann.

195. Sivén, V. O., u. v. Wendt, G., Über die physiologische Bedeutung des Sehpurpurs. Ein Beitrag zur Physiologie des Gelb-Violettsehens. Skandinavisches Archiv für Physiologie. XIV. S. 196—223.

1904. 195a. Doflein, Franz, Brachyura in: Wissensch. Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition (Valdivia). VI. Jena, Gustav Fischer.

196. Giltay, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Jahrb. f. wiss. Botan. XL. S. 368—402.

197. Haberlandt, G., Die Perception des Lichtreizes durch das Laubblatt. Berichte d. Deutschen Bot. Gesellsch. XXII. S. 105—119.

198. Haberlandt, G., Die Sinnesorgane der Pflanzen. Vortrag, gehalten auf der Naturforscher-Versammlung zu Breslau 24. Sept. Leipzig, Barth.

199. Halben, Über den Sehakt der Wirbellosen, spec. der Protozoen. Biol. Centralbl. XXIV. S. 283—288.

200. Hesse, Richard, Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Zool. Jahrbücher. I. T. S. 471—518.

201. Hertel, E., Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speciell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiol. IV. S. 1—43.

202. Lode, Alois, Versuche, die optische Lichtintensität bei Leuchtbakterien zu bestimmen. Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I. XXXV. S. 524—527.

203. Molisch, Hans, Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. Jena, G. Fischer.

204. Piper, H., Das elektromotorische Verhalten der Retina bei Eledone moschata. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. S. 453—474.

1905. 205. Bauer, Viktor, Über einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren. Centralbl. f. Physiol. XIX. No. 14. S. 1—10.

206. Ekman, Sven, Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge. Zool. Jahrb. Abhdl. für Systematik, Geographie u. Biologie. XXI. S. 1—170.

207. Franz, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jenaische Zeitschr. XL. S. 697—840. Aus d. Zool. Inst. d. Univ. Breslau.

208. Detto, Carl, Blütenbiologische Untersuch. Flora. XCIV. I. S. 287—329. II. 424—463.

209. Hertel, E., Über physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge. Zeitschr. f. allg. Physiol. V. S. 95—122.

210. Merton, Hugo, Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIX. S. 325—396.

211. Nagel, W., u. Piper, H., Über die Bleichung des Sehpurpurs durch Lichter verschiedener Wellenlänge. Zeitschr. f. Physiol. u. Physiol. d. Sinnesorg. S. 88—92. Leipzig, J. A. Barth.

212. Piper, H., Über die Funktionen der Stäbchen und über die physiologische Bedeutung des Sehpurpurs. Mediz. Klin. Wochenschr. f. Ärzte. No. 25 u. 26. S. 1—19.

213. Piper, H., Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut bei Warmblütern. Habilitationsschrift Kiel, außerdem Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. Supplement.

214. Redikorzew, W., Über das Sehorgan der Palpen. Morphologisches Jahrb. XXXIV. S. 204—239.

1905. 214a. Retzius, G., Zur Kenntnis vom Bau der Selachier-Retina. Biologische Untersuchungen. N. F. XII. No. 5. Jena, G. Fischer.

215. Schröder, Olaw, Beiträge zur Kenntnis der Bauchsinnesorgane (Bauchaugen) von Eunice viridis Gray sp. (Palolo). Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIX. S. 132—149.

216. Seiler, Wilhelm, Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jahrh. Abhdl. f. Anat. u. Ontog. XXII. S. 1—40.

1906. 217. Abelsdorff, G., Über Sehpurpur und Sehgelb. Skandinavisches Arch. f. Physiol. XVIII. S. 163—165.

218. Chiarini, Piero, Cambiamenti morfologici che si verificano nella retina dei vertibrati per azione della luce e dell' oscurità. Parte II. La retina dei rettili, degli uccelli e dei mammiferi. Boll. d. R. Accad. Med. di Roma. S. 4—29.

219. Franz, V., Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. IV. S. 429—471.

220. Retzius, S., Zur Kenntnis des Nervensystems der Daphniden. Biologische Untersuchungen. N. F. XIII. S. 107—112. T. 34. Stockholm und Jena, G. Fischer.

221. Tretjakoff, D., Die vordere Augenhälfte des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXX. Heft 3. S. 327—410.

1907. 222. v. Brücke, E. Th., u. Garten, S., Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. Pflüger's Arch. CXX. S. 290 - 348.

223. Dittler, Über die chemische Reaktion der isolierten Froschnetzhaut. Pflüger's Arch. CXX. S. 44—50.

224. Franz, V., Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Centralbl. XXVII. No. 9 u. 10. S. 271—351. Leipzig, G. Thieme.

224a. Heine, Über die Verhältnisse der Refraktion, Akkommodation und des Augenbinnendruckes in der Tierreihe. Medizinisches Naturwiss. Archiv. I. S. 323—344.

225. Novikoff, M., Über die Rückensinnesorgane der Placophoren nebst einigen Bemerkungen über die Schale derselben. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVIII. S. 153—186.

226. Schäfer, Gisa Alexander, Vergleichend-physiologische Untersuchungen über die Sehschärfe. Pflüger's Arch. CXIX. S. 571—579.

227. Garten, S., Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Dieses Handbuch. I. Teil, III. Bd., XII. Kap. Anhang.

228. Novikoff, M., Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biol. Centralbl. XXVII. S. 364—370 und 405—414.

229. Katz und Révész, G., Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinns der Hühner. Nachricht. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Klasse. S. 1—4.

230. Hesse, R., Das Sehen der niederen Tiere. Jena, G. Fischer.

1908. 231. Weber, Franz Leo, Über Sinnesorgane des Genus Cardium. Arbeiten aus d. zool. Inst. Wien. XVII. S. 187—220. 2 Taf.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



